УДК 581.3 (582.641.6)

© И. И. Шамров[1], Г. М. Анисимова[2], Т. Б. Батыгина[3],
Г. Лакшми Сита[4]

# ТИПЫ И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ СЕМЯЗАЧАТКА В ПОРЯДКЕ *SANTALALES*

I. I. SHAMROV, G. M. ANISIMOVA, T. B. BATYGINA, G. LAKSHMI SITA. THE TYPES AND MORPHOLOGICAL EVOLUTION OF THE OVULE IN THE ORDER *SANTALALES*

[1, 2, 3] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
[4] Индийский Институт Науки, Bangalore, India

Поступила 14.12.1999

Проведен анализ типов семязачатка в пор. *Santalales* с учетом оригинальных данных по *Santalum album*. Выявлено, что морфологическая эволюция в дифференцированных семязачатках приводила как к усложнению посредством амплификации, так и к упрощению и даже полной редукции отдельных структур. Недифференцированные, а также морфологически невыраженные семязачатки демонстрируют пример ретардаций, причем в последнем случае они представляют собой крайний вариант редукции и их развитие заканчивается на самой ювенильной стадии еще в тканях плаценты. Морфологическая эволюция семязачатков от дифференцированных на структуры к недифференцированным, а затем к их полному исчезновению сопровождалась возникновением ряда необычных черт в развитии эмбриональных структур, обеспечивающих надежность систем репродукции при паразитическом существовании: формирование множественного археспория; образование различных выростов зародышевого мешка и эндосперма, функционирующих как гаустории; образование сложного эндосперма. Рассмотренные особенности в строении семязачатка в пор. *Santalales* могли возникнуть под влиянием не только паразитического образа жизни, но и других факторов в ходе общей морфологической эволюции.

Ключевые слова: семязачаток, развитие, строение, эволюция, *Santalum*, *Santalales*.

Эволюция семязачатка цветковых растений сопровождалась редукцией его структур (интегумента, нуцеллуса, халазы, фуникулуса), а также конгенитальным срастанием их между собой и с окружающими элементами гинецея (плацентой, стенкой завязи) (Тахтаджян, 1964; Терехин, 1977, 1991, 1996 и др.). Эти процессы наиболее сильно отразились в эволюции высокоспециализированных таксонов. К таким таксонам относится пор. *Santalales*, многие представители которого являются паразитными растениями (Терехин, 1977).

Представители пор. *Santalales* характеризуются лизикарпным гинецеем. Развитие эмбриональных структур начинается с образования выроста в базальной части завязи, который был назван свободной париетальной плацентой (колонкой) (Griffith, 1836, 1843). Наибольшее разнообразие в строении завязи и плаценты выявлено в сем. *Loranthaceae* (Maheshwari et al., 1957; Raj, 1970): 1) завязь — многогнездная, свободная центральная плацента — многолопастная, каждая лопасть представляет собой редуцированный семязачаток (*Lysiana*); 2) завязь — многогнездная в основании и одногнездная в верхней части, свободная центральная плацента — многолопастная в основании и имеет вид конусообразного выроста в верхней части (*Lepeostegeres*, *Nuytsia*); 3) завязь — одногнездная, центральная плацента — многолопастная (*Elytranthe*, *Macrosolen*); 4) завязь — одногнездная, центральная плацента без лопастей (*Helicanthes*); 5) завязь — одногнездная, центральная плацента слабо развита, в основании завязи образуется лишь небольшое выпячивание (*Amyema*, *Dendrophthoe neelgherrensis*, *D. pentandra*, *Scurrula montana*, *Tolypanthus*); 6) полость завязи сведе-

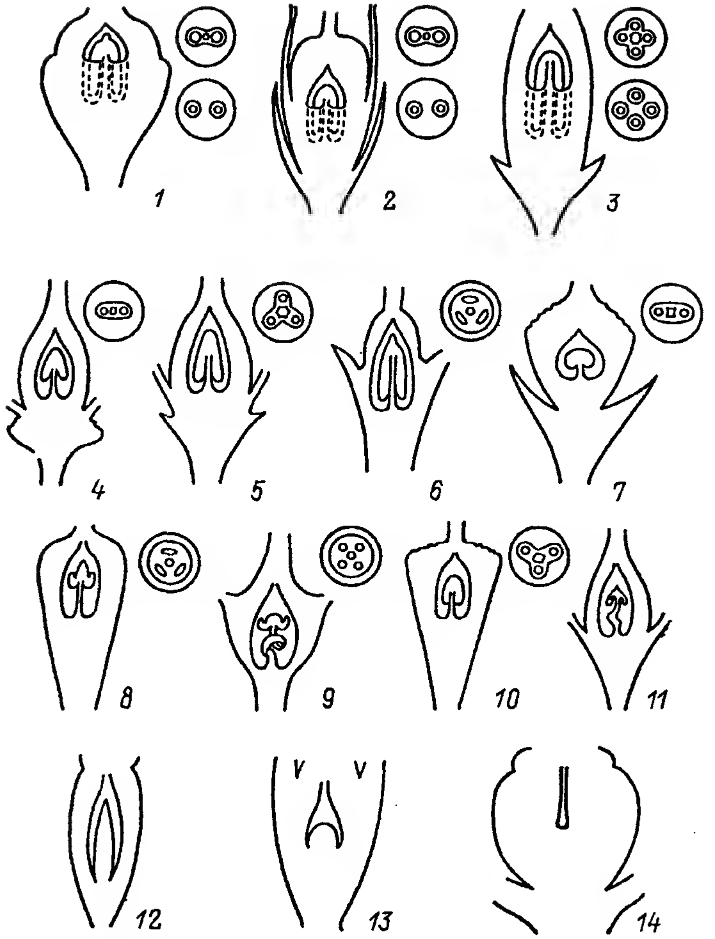


Рис. 1. Строение завязи у некоторых представителей пор. *Santalales* (продольные и поперечные срезы, схематизировано) (по: Терехин, 1977).

*1 — Schoepfia pringlei; 2 — S. haitiensis; 3 — Ximenia americana; 4 — Apthandra spruceana; 5 — Olax stricta; 6 — Dulacia grandiflora; 7 — Anacalosa puberula; 8 — Comandra elegans; 9 — C. pallida; 10 — Osyris compressa; 11 — Pyrularia pubera; 12 — Arceuthobium douglasii; 13 — A. oxycedri; 14 — Viscum album.*

на к узкому каналу, плацента отсутствует (*Helixanthera*, *Tapinanthus*, *Taxillus*, *Tupeia*, некоторые виды *Dendrophthoe* и *Scurrula*).

Э. С. Терехин (1977), обобщив существующие представления, различает 3 основные формы структурной организации завязи в пор. *Santalales*: 1) в завязи развивается свободная центральная плацента с более или менее дифференцированными мегаспорангиями (*Comandra pallida*, *Olax stricta*, *Osyris arborea*, *Santalum album*, *Thesium ramosum*, *Ximenia americana* и др.); 2) дифференцированные мегаспорангии отсутствуют, а археспориальные клетки образуются в ткани центральной плаценты (*Arceuthobium oxycedri*, *Exocarpus menziensii*, *Loranthus sphaerocarpus* и др.); 3) археспориальные клетки развиваются в тканях основания завязи, а центральная плацента не образуется (*Barathranthus axanthus*, *Helixanthera hookeriana*, *Scurrula atropurpurea*, *Viscum album* и др.) (рис. 1).

В связи с этим значительный научный интерес представляет изучение семязачатка тех представителей пор. *Santalales*, которые некоторые авторы считают атегмальными. К таким видам относится *Santalum album* L. Следует отметить, что структуры семязачатка и особенно генезис его примордия практически до сих пор не были изучены. Имеющиеся в литературе данные касаются лишь отдельных стадий развития и посвящены главным образом особенностям мегаспорогенеза, развития зародышевого мешка, эндосперма и зародыша (Griffith, 1836, 1843; Iyengar, 1937; Paliwal, 1956; Bhatnagar, 1959, 1965; Терехин, Анисимова, 1987).

## Материал и методика

Для исследования семязачатка *Santalum album* использовался материал, собранный в местах естественного произрастания (Индия, Бангалор) сотрудником Индийского Института Науки (Indian Institute of Science) G. Lakshmi Sita.

Завязи фиксировали в смеси FAA. Срезы 10—20 мкм толщ. окрашивали фуксинсернистой кислотой по Фельгену с подкраской гематоксилином по Эрлиху и алциановым синим (Камелина и др., 1992). Использовали гистохимические реакции для выявления полисахаридов (ШИК-реакция) и танинов (1 %-й раствор хлорида трехвалентного железа в 0.1N соляной кислоте) (Дженсен, 1965). Кроме того, применяли окраску процноновыми красителями для одновременного выявления белков (ярко-синий RS) и нерастворимых углеводов (ярко-красный 2BS) (Иванов, Литинская, 1967). Условно выделили 4 уровня содержания этих веществ в клетках различных тканей — высокий (+++), средний (++), низкий (+), отсутствие веществ (0). Рисунки выполняли на микроскопе «Ergaval» с помощью рисовального аппарата РА-7У.

## Результаты

**Завязь, плацентация**. У изученного нами *Santalum album* лизикарпный гинецей состоит из 3 плодолистиков с каналом в столбике и лопастным рыльцем. Завязь — нижняя, одногнездная, срастается с основанием нектарного диска. 3 висячих ортотропных и слегка изогнутых семязачатка развиваются на свободной центральной плаценте, базальная часть которой имеет вид ножки. Проводящий пучок, идущий из плаценты, сначала формируется в ножке и представлен тяжами прокамбиальных клеток. В процессе развития он доходит до халазальной части зародышевого мешка и в нем дифференцируются элементы ксилемы в виде кольчатых сосудов (рис. 2, *1*, *5*). Таким образом, строение завязи и плаценты у этого вида соответствует вышеуказанному третьему типу (Maheshwari et al., 1957; Raj, 1970) или первой основной форме структурной организации (Терехин, 1977).

**Примордий семязачатка**. В местах формирования семязачатков плацента представлена клетками прямоугольной формы, в цитоплазме которых накапливаются декстрины (++). Деления эпидермальных и субэпидермальных клеток происходят сначала антиклинально (рис. 2, *4*). В нижележащих слоях плаценты клетки делятся в различных направлениях, но постепенно деления становятся преимущественно периклинальными, в результате чего формируются продольные ряды клеток. Одновременно с этим в субэпидерме плаценты начинают выделяться несколько (обычно 4—5) клеток за счет более крупных ядер и плотной цитоплазмы (рис. 2, *5*). В их цитоплазме и клетках одного из продольных рядов (центрального или осевого) содержание декстринов увеличивается (+++) по сравнению с окружающими клетками.

Выделяющиеся субэпидермальные клетки делятся периклинально, из них только деление центральной клетки является дифференцирующим, приводящим к отделению наружу археспориальной клетки (рис. 2, *6*). Клетки осевого ряда и производные центральной субэпидермальной клетки интенсивно окрашиваются на декстрины (++++) и слабо на белки (+) (рис. 2, *7*). Постепенно возникает примордий семязачатка, состоящий из эпидермального и субэпидермального слоев и 4—5 продольных рядов клеток (последние образуются за счет периклинальных делений клеток как субэпидермального, так и нижележащих слоев плаценты) (рис. 2, *8*).

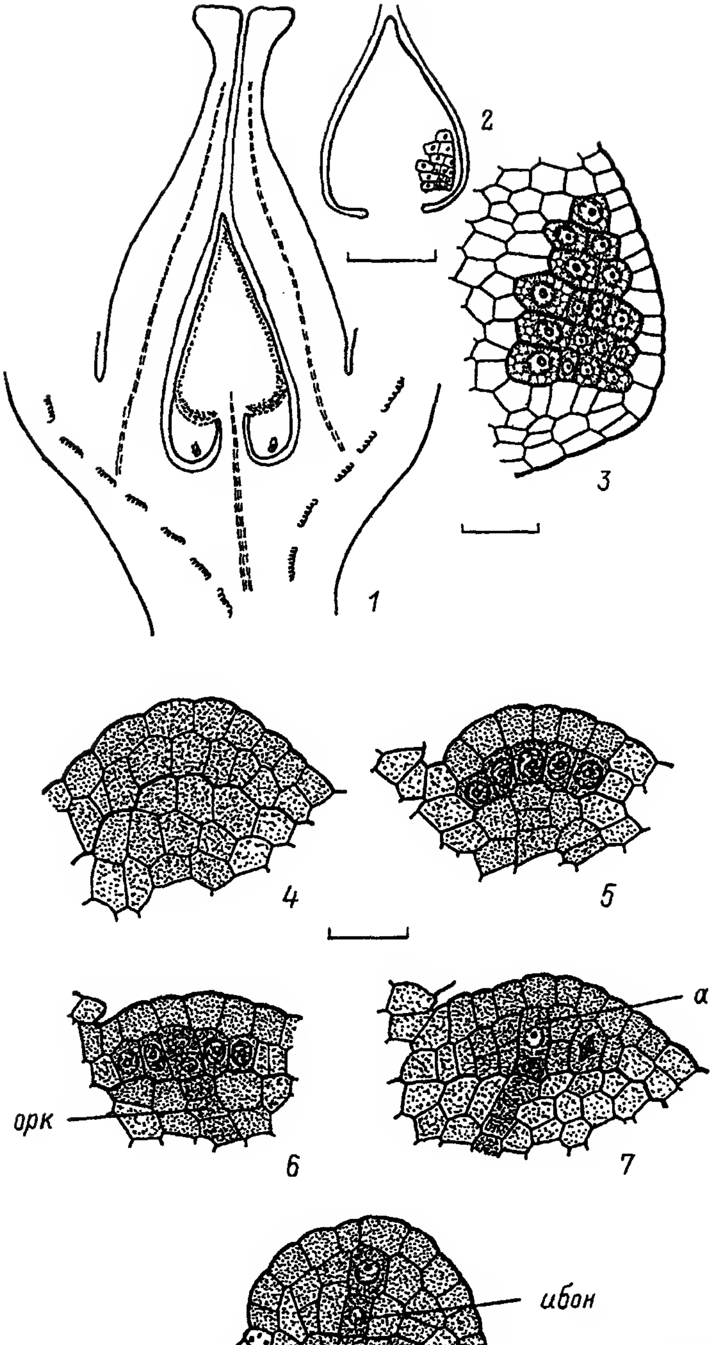


Рис. 2. Строение плодолистика и ранние стадии развития семязачатка у *Santalum album*.

*1* — строение плодолистика и положение семязачатка на свободной центральной плаценте (пунктиром показано исходное положение семязачатка); *2, 3* — аномальное развитие семязачатка и формирование многоклеточного археспория; *4—8* — формирование примордия семязачатка и дифференциация археспориальной клетки и инициалей базальной области нуцеллуса (здесь и далее показаны: крахмал в виде гранул, декстрины — мелких точек, липидные капли — крупных точек, танины — ячеек). *а* — археспориальная клетка, *ибон* — инициали базальной области нуцеллуса, *орк* — осевой ряд клеток. Масштабная линейка: *1, 2* — 0.02 мм; *3—8* — 0.03 мм.

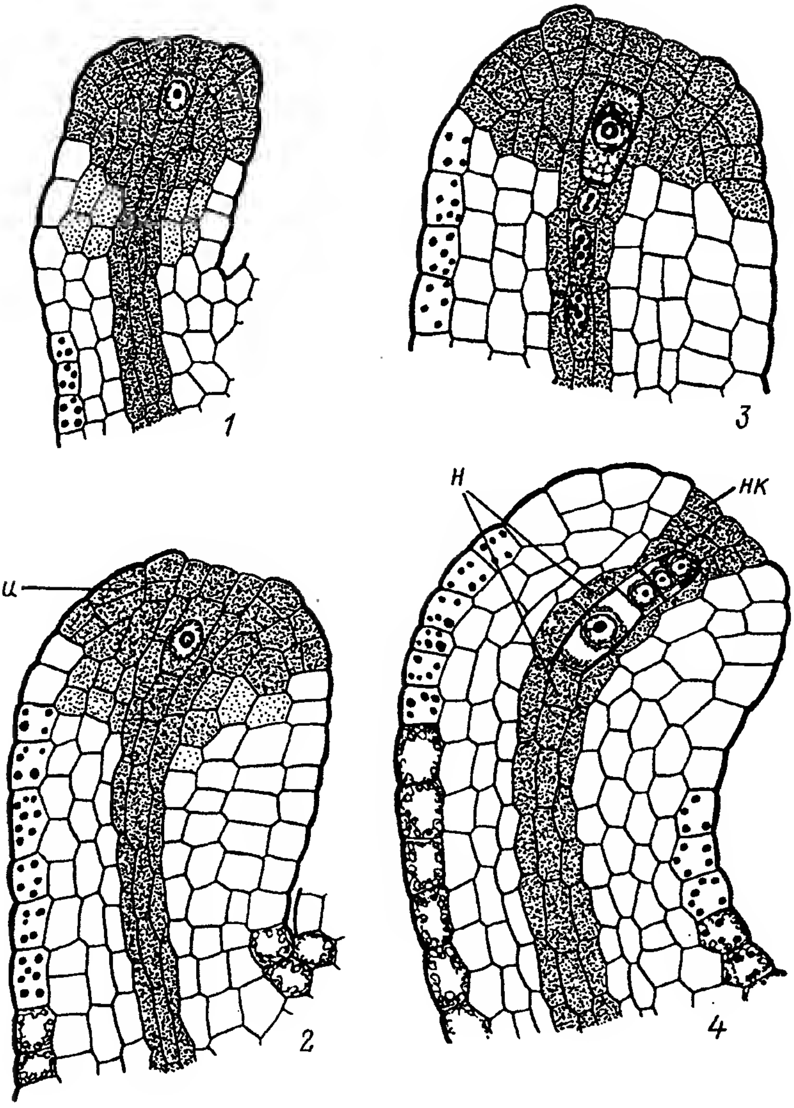


Рис. 3. Семязачаток во время мегаспорогенеза у *Santalum album.*

*1, 2* — семязачаток на стадии мегаспороцита перед мейозом (видны деления, инициирующие интегумент); *3, 4* — семязачаток во время мегаспорогенеза, образование нуцеллярного колпачка. *и* — интегумент, *н* — нуцеллус, *нк* — нуцеллярный колпачок. Масштабная линейка: *1—4* — 0.03 мм.

Рост примордия семязачатка на ранних стадиях развития осуществляется главным образом за счет растяжения клеток. Во время преобразования археспориальной клетки в мегаспороцит в латерально-апикальной области примордия семязачатка происходят периклинальные деления эпидермальных клеток, инициирующих **интегумент** (рис. 3, *1*). Они делятся только 1—2 раза, в результате чего интегумент остается в зачаточном состоянии и представлен слабо выраженной валикообразной структурой высотой в 2—3 слоя (рис. 3, *2—4*).

**Нуцеллус** в большей своей части срастается конгенитально с халазой. Обе эти структуры имеют общие инициали, возникающие за счет периклинальных делений субэпидермальных клеток плаценты, при этом инициаль базальной области нуцеллуса является сестринской клеткой археспориальной клетки (рис. 2, *6—8*). Нуцеллус

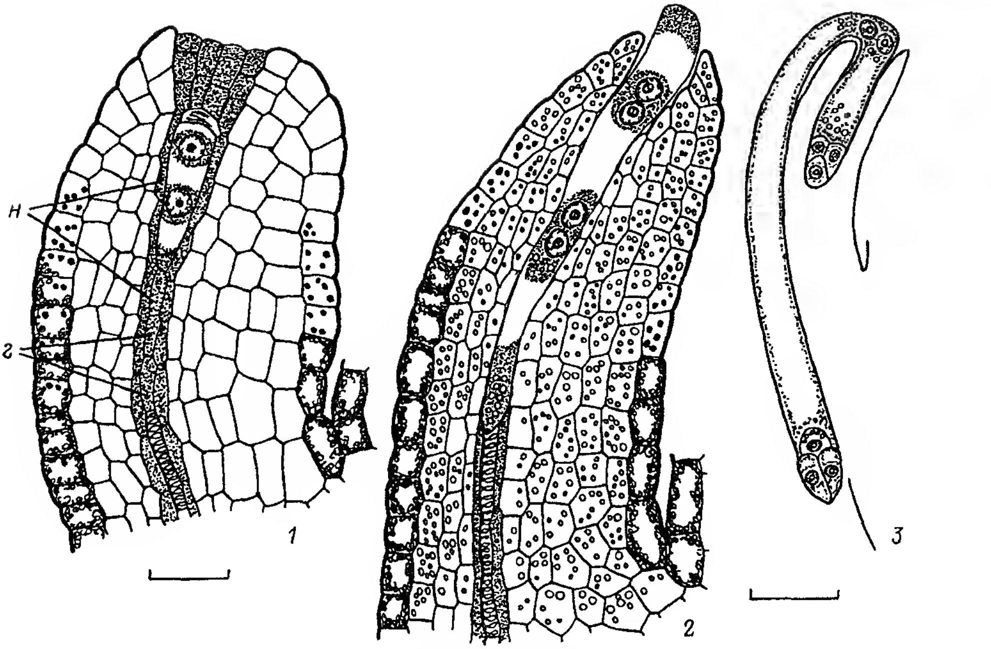


Рис. 4. Семязачаток во время развития зародышевого мешка у *Santalum album*.

*1* — семязачаток на стадии 2-ядерного зародышевого мешка; *2* — семязачаток на стадии 4-ядерного зародышевого мешка; *3* — сформированный зародышевый мешок. *г* — гипостаза, *н* — нуцеллус. Масштабная линейка: *1, 2* — 0.03 мм; *3* — 0.1 мм.

сильно редуцирован и образован одним слоем клеток как в латеральной, так и базальной областях. В свободной (апикальной) от срастания части он представлен 2—3-слойным нуцеллярным колпачком, образующимся за счет периклинальных делений эпидермальных клеток (рис. 3, *1—4*). Париетальная ткань отсутствует. Клетки нуцеллуса сильно вытянуты в продольном направлении и рано разрушаются в процессе развития семязачатка, почти полностью к стадии 4-ядерного зародышевого мешка (рис. 4, *1*, *2*).

Часть клеток под базальной областью нуцеллуса следует, вероятно, идентифицировать как клетки **гипостазы** (рис. 4, *1*). Они являются тонкостенными и характеризуются удлиненными ядрами с несколькими ядрышками. Гипостаза представляет собой эфемерную структуру, которая разрушается к стадии 4-ядерного зародышевого мешка, после чего проводящий пучок, оканчивающийся первоначально вблизи гипостазы, обнаруживается в основании зародышевого мешка (рис. 4, *2*).

Основную часть семязачатка занимает **халаза**, образованная относительно крупными клетками прямоугольной формы. По характеру развития и строения халазы семязачаток относится к категории пахихалазальных. Халаза существует продолжительное время и потребляется вместе с интегументом и тканями центральной плаценты преимущественно в процессе развития зародыша. **Фуникулус** в семязачатке морфологически не выражен — ткани плаценты непосредственно переходят в ткани халазы.

**Гистохимическое** исследование показало почти полное отсутствие реакции на белки в клетках семязачатка. В развивающемся семязачатке выявляются полисахариды в виде крахмала и декстринов, а также танины и липидные капли. На стадии преобразования археспориальной клетки в мегаспороцит декстрины (+++) накапливаются преимущественно в апикальной части семязачатка и продольных рядах клеток, тогда как танины и липидные капли — лишь в эпидерме семязачатка, преимущественно в нижней и средней частях (рис. 3, *2*). В период мегаспорогенеза и на

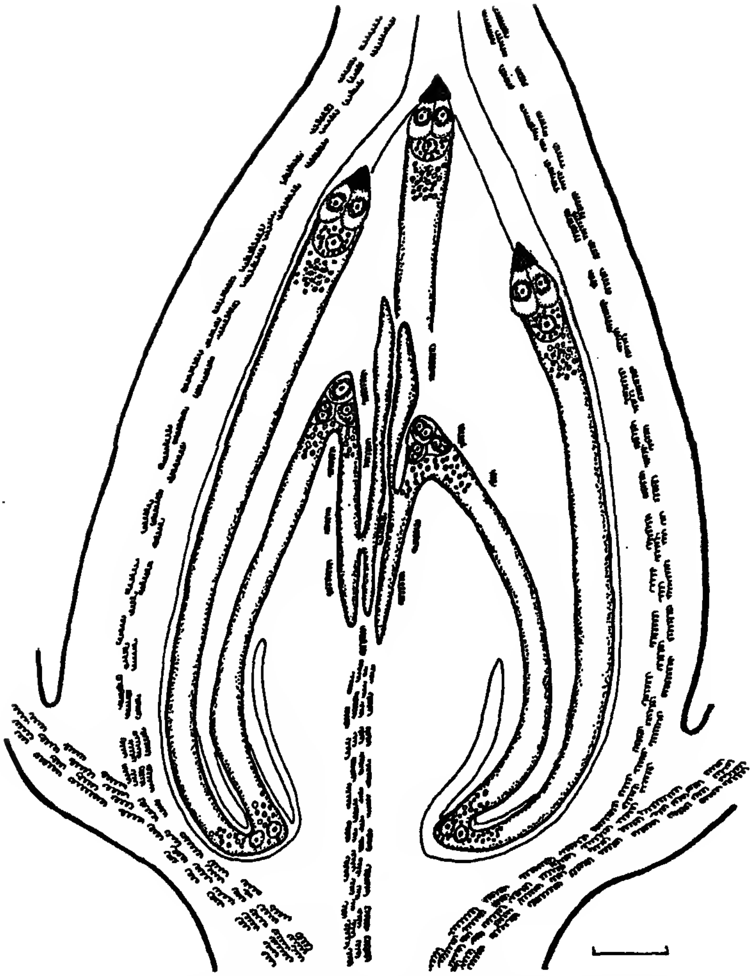


Рис. 5. Строение завязи и зрелого зародышевого мешка у *Santalum album*.

Зародышевый мешок вышел за пределы семязачатка и растет по поверхности свободной центральной плаценты в направлении канала столбика. Масштабная линейка: 0.1 мм.

начальных стадиях развития зародышевого мешка высокий уровень содержания декстринов выявляется лишь в клетках нуцеллуса и продольных рядов (рис. 3, *3*, *4*; 4, *1*). В дальнейшем в большинстве тканей семязачатка и плаценты аккумулируется крахмал (рис. 4, *2*). Он начинает использоваться уже перед оплодотворением, когда образуются гаустории центральной клетки (рис. 5), но главным образом крахмал расходуется во время развития зародыша.

**Мегаспорогенез**. Как уже было отмечено, в месте формирования семязачатка в субэпидермальном слое плаценты выделяются 4—5 клеток с более крупными ядрами и плотной цитоплазмой. Эти клетки не относятся к категории археспориальных. Очень рано они делятся периклинально, при этом клетка, занимающая центральное положение в субэпидермальном слое, делится раньше других и отделяет наружу крупную клетку — археспориальную, а внутрь — клетку меньших размеров, инициаль базальной области нуцеллуса (рис. 2, *6*—*8*). Производные других, периклинально делящихся клеток субэпидермы плаценты, становятся общими инициалями латеральной области нуцеллуса и халазы. Археспориальная клетка сильно окрашивается на декстрины (++++) и слабо — на белки (+).

Археспориальная клетка преобразуется в мегаспороцит без отделения париетальной клетки. Ее преобразование сопровождается увеличением размеров клетки, главным образом в длину, формированием в ней мелких вакуолей и снижением уровня содержания декстринов в цитоплазме (с +++ до ++) (рис. 3, *2*, *3*). Во всех клеточных стенках мегаспороцита перед делением выявляется тонкий слой каллозы (рис. 3, *2*). В результате мейоза формируется линейная тетрада мегаспор, самой крупной является халазальная мегаспора. Каллоза обнаруживается в радиальных стенках халазальной мегаспоры, тангенциальной стенке, разделяющей субмикропилярную и эпихалазальную мегаспоры, и во всех стенках, кроме внутренней тангенциальной стенки, микропилярной мегаспоры (рис. 3, *4*).

**Зародышевый мешок** развивается из халазальной мегаспоры по Polygonum-типу. 3 верхние мегаспоры тетрады постепенно дегенерируют. В халазальной мегаспоре происходит деление, приводящее к формированию 2-ядерного зародышевого мешка (рис. 4, *1*). Как в халазальной мегаспоре, так и 2-ядерном зародышевом мешке, декстрины обнаруживаются только вокруг ядер, а также в цитоплазме халазальной части клетки. В результате второго деления образуется 4-ядерный зародышевый мешок. При этом ядра располагаются сначала строго по полюсам, а в цитоплазме зародышевого мешка имеются лишь декстрины. Затем ядра (особенно халазальные) смещаются к центру зародышевого мешка и в цитоплазме появляются крахмальные зерна (рис. 4, *2*). Начиная с 2-ядерной стадии развития, зародышевый мешок сильно увеличивается в длину. Его рост сопровождается процессами деструкции окружающих клеток нуцеллуса, затем гипостазы и постепенным выходом микропилярного конца за пределы семязачатка (рис. 4, *2*).

В дальнейшем происходит еще одно деление, после чего наступает клеткообразование и формируются клетки яйцевого аппарата, 3 антиподы и центральная клетка с полярными ядрами. Сформированный зародышевый мешок достигает 1/2 длины центральной плаценты по направлению к каналу столбика, при этом снаружи семязачатка оказываются клетки яйцевого аппарата и верхняя часть центральной клетки. Полярные ядра располагаются в месте изгиба зародышевого мешка в сторону столбика. Антиподы находятся еще в окружении тканей семязачатка и представлены 3 одноядерными клетками (рис. 4, *3*).

Созревание зародышевого мешка сопровождается его интенсивным ростом в длину, главным образом за счет увеличения размеров центральной клетки. Антиподы после разрушения клеток в основании семязачатка постепенно оказываются в тканях плаценты. В халазальной части центральной клетки образуется гаусторий, который формирует систему отростков в плаценте. Рост гаустория происходит вдоль проводящего пучка и сопровождается разрушением клеток последнего в месте контакта с гаусторием. Микропилярная часть центральной клетки, растущая, вероятно, как гаусторий по клеткам поверхностных слоев плаценты, в конечном счете «выносит» клетки яйцевого аппарата в канал столбика. В зрелом зародышевом мешке яйцеклетка и синергиды — грушевидной формы. Ядро яйцеклетки располагается в апикальной части, в цитоплазме вокруг него накапливается крахмал. Синергиды — с хорошо развитым нитчатым аппаратом и ядрами в центральной части клеток; вокруг ядер выявляется низкий уровень содержания декстринов (+). Антиподы — 2-ядерные, ядра до оплодотворения могут сливаться. В их цитоплазме обнаружены декстрины (+). Центральная клетка является самой крупной клеткой зародышевого мешка. Полярные ядра в ней не сливаются до оплодотворения. Вблизи клеток яйцевого аппарата, вокруг полярных ядер и в месте образования халазального гаустория содержится крахмал (рис. 5).

Из 3 зародышевых мешков, формирующихся в 3 семязачатках одной завязи, в дальнейшем развивается, как правило, один, и, вероятнее всего, тот, который оказывается первым на пути следования пыльцевых трубок в канале столбика, в нем избирательно происходит оплодотворение. Зрелый плод содержит один зародыш.

## Обсуждение

Все многообразие строения семязачатка представителей пор. *Santalales* (Анисимова, 1987а, б; Никитичева, 1987; Никитичева, Анисимова, 1987; Терехин, 1987; Терехин, Анисимова, 1987) можно свести к 3 типам: 1) дифференцированные семязачатки; 2) семязачатки без структурной дифференциации; 3) морфологически невыраженные семязачатки, при этом зародышевые мешки, а в дальнейшем и зародыши развиваются в тканях плаценты или стенки завязи.

В литературе существует точка зрения о том, что большую часть дифференцированного семязачатка у видов семейств пор. *Santalales* составляет интегумент: сем. *Olacaceae* (*Anacolosa frutescens*, *Coula edulis*, *Heisteria cyanocarpa*, *Macrotheca elaeocarpa*, *Minquartia guianensis*, *Ochanostachys amentacea*, *Octoknema orientalia*, *Olax scandens*, *O. stricta*, *Strombosia ceylanica* и др. (Fagerlind, 1947, 1948; Shamanna, 1954, 1955; Agarwal, 1961, 1963a, b; Johri, Agarwal, 1965 и др.)), сем. *Opiliaceae* (*Cansjera rheedii* (Swamy, 1960)) и сем. *Santalaceae* (*Jodina rhombifolia*, *Thesium alpinum* (Bhatnagar, Agarwal, 1961; Bhatnagar, Sabharwal, 1966)) (рис. 6, *1*, *2*).

У некоторых видов сем. *Olacaceae* и *Santalaceae* указывается на наличие у них атегмальных семязачатков. Однако, проведенный анализ литературных данных показал, что интегумент присутствует, хотя сильно редуцирован, например у *Olax imbricata* (Fagerlind, 1947), *Buckleya lanceolata* (Raj, 1970), *Choretrum lateriflorum* (Raj, 1972), *Comandra umbellata* (Ghosh, 1955), *Leptomeria acida*, *L. cunninghamii* (Ram, 1959a) и *Santalum album* (Shamrov et al., 1992; Шамров, 1995, 1999). Как в случае хорошо дифференцированных, так и зачаточных интегументов, периклинальные деления, инициирующие интегумент, происходят на самой верхушке примордия семязачатка.

Семязачаток у большинства видов описывается как тенуинуцеллятный. Однако некоторые авторы в нуцеллус, кроме эпидермальных клеток, включают либо один слой (*Anacolosa frutescens* (Fagerlind, 1947)), либо несколько слоев густоплазменных клеток (*Thesium humifusum* (Paliwal, 1956)) вокруг развивающегося мегаспороцита. Семязачаток *Santalum album*, судя по его генезису, следовало бы определить как промежуточный (медионуцеллятный). Еще в примордии семязачатка выделяются инициали, а затем слои (по одному слою) клеток в латеральной и базальной областях. Париетальная ткань отсутствует. Анализ имеющихся данных свидетельствует о том, что у видов пор. *Santalales* в дифференцированных на структуры семязачатках нуцеллус представлен лишь несколькими эпидермальными клетками над апикальной частью мегаспороцита («рудиментарный нуцеллус» (по Dahlgren, 1927)). Согласно нашим представлениям, семязачаток следует характеризовать как тенуинуцеллятный, а особенности развития и строения нуцеллуса укладываются в рамки редуцированной вариации этого типа (Shamrov, 1998; Шамров, 1999). Интегумент в них свободен от нуцеллуса только в своей апикальной части, т. е. развитие семязачатка характеризуется конгенитальным срастанием основной части нуцеллуса и интегумента с тканями халазы и плаценты, а большую его часть составляет не интегумент, а халаза (Shamrov et al., 1992). Следовательно, семязачаток является пахихалазальным. Конгенитальным срастанием можно объяснить и объединение 2 интегументов у *Heisteria cyanocarpa*, *Ximenia americana* (Fagerlind, 1948), у которых интегументы остаются свободными только в апикальной части. Таким образом, морфологическая эволюция в дифференцированных семязачатках шла в направлении от типичных тенуинуцеллятных, мезохалазальных и фуникулярных семязачатков к редуцированно тенуинуцеллятным, пахихалазальным и афуникулярным вследствие постепенного конгенитального срастания большей части семязачатка с тканями плаценты. При этом наблюдается как усложнение отдельных структур (халазы) посредством амплификации, так и упрощение и даже полная их редукция (фуникулус) (согласно представлениям Терехина, 1991).

Второй тип составляют семязачатки, не дифференцированные на структуры. Свободная центральная плацента в завязи образует лишь вырост, который предложи-

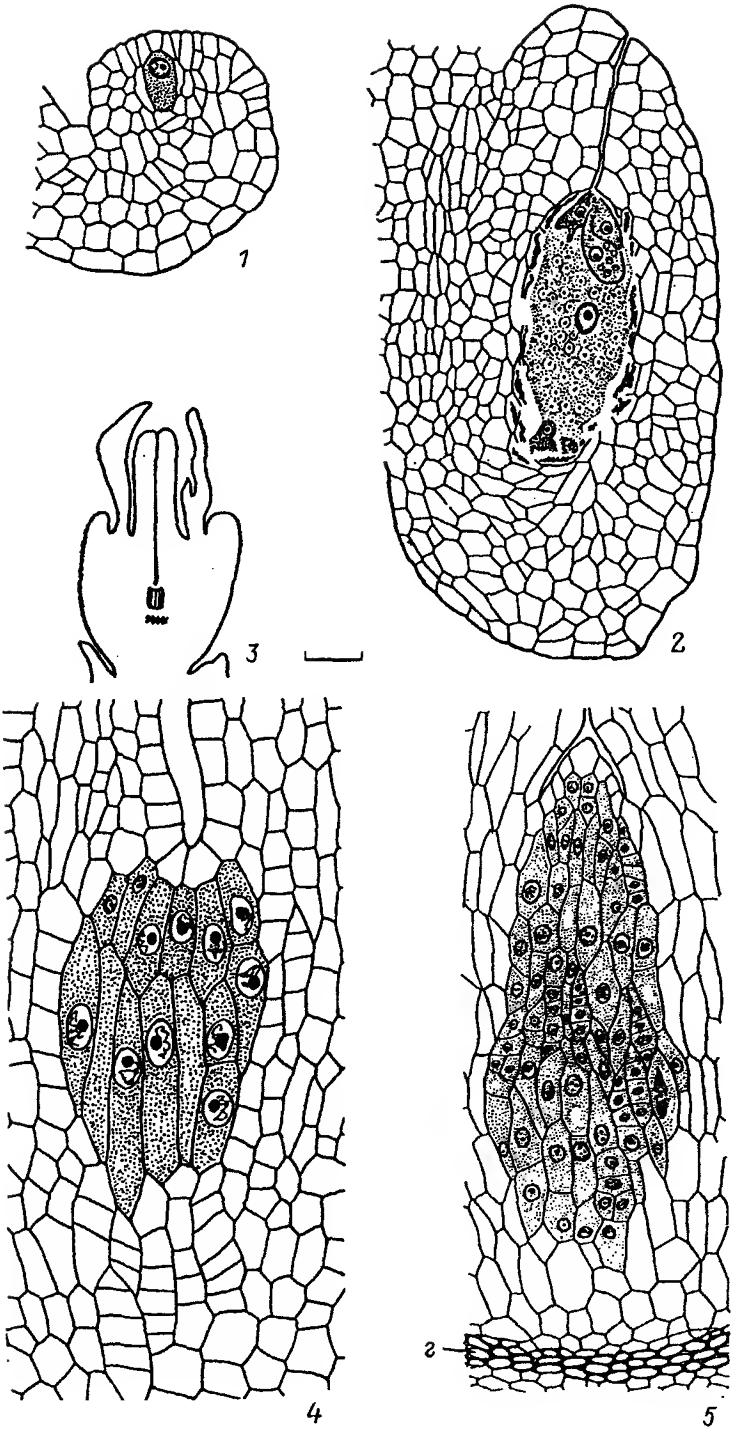


Рис. 6. Строение дифференцированного на структуры семязачатка (*1*, *2*) и формирование спорогенного комплекса в тканях плаценты и стенки завязи (*3—5*).

*1*, *2* — стадии развития семязачатка у *Strombosia ceylanica* (по: Agarwal, 1963b); *3*, *4* — схема гинецея и комплекс мегаспороцитов у *Loranthus europaeus* (по: Никитичева, Анисимова, 1987); *5* — спорогенный комплекс на стадии формирования мегаспороцитов у *Amyema miquelii* (по: Dixit, 1958). *г* — гипостаза.

ли называть «сосочек» (фр. mamelon) (Treub, 1881). Он может быть лопастным, при этом отдельные лопасти представляют собой недифференцированные семязачатки, в каждом из которых развиваются сначала археспориальные клетки, а затем зародышевые мешки. Отсутствие дифференцированных структур в семязачатке и резкой отграниченности его от плаценты позволяет предположить, что и в этом случае семязачаток фактически останавливается в развитии на стадии примордия семязачатка. Таким образом, недифференцированные на структуры семязачатки представляют собой пример ярко выраженных ретардаций, при этом структуры, утратившие свое значение, находятся на пути к их полной редукции.

Недифференцированные семязачатки обнаружены в сем. *Opiliaceae* (*Opilia amentacea* (Shamanna, 1955)); *Loranthaceae* (*Helicanthes elastica* (Johri et al., 1957), *Moquiniella rubra* (Johri, Raj, 1969), *Macrosolen cochinchinensis* (Maheshwari, Singh, 1952), *Nuytsia floribunda* (Narayana, 1958 и др.)); *Misodendraceae* (*Misodendrum punctulatum* (Skottsberg, 1913)); *Santalaceae* (*Osyris wightiana* (Joshi, 1960), *Quinchamalium chilense* (Johri, Agarwal, 1965)).

Третий тип составляют морфологически невыраженные семязачатки, при этом эмбриональные структуры формируются в тканях плаценты либо стенки завязи (рис. 6, *3*—*5*). В этом случае в последних можно наблюдать комплекс тканей вокруг археспориальных клеток и зародышевых мешков, которые условно можно рассматривать как семязачаток. Более того, у ряда таксонов, например в сем. *Loranthaceae*, обнаружена гипостаза различной формы (от чашевидной до трубкообразной), состоящая из нескольких слоев толстостенных клеток. Между гипостазой и спорогенным комплексом имеется паренхимная ткань (Dixit, 1958; Narayana, 1958; Johri, Prakash, 1965; Никитичева, Анисимова, 1987). Местоположение гипостазы может служить той границей, которая была между нуцеллусом и интегументом, с одной стороны, и халазой, с другой стороны. Такое своеобразное развитие эмбриональных структур непосредственно в тканях плаценты и стенки завязи обнаружено в сем. *Loranthaceae* (*Amyema miquelii* (Dixit, 1958), *Struthanthus vulgaris* (Venturelli, 1981), *Barathranthus axanthus* (Prakash, 1963)); сем. *Santalaceae* (*Exocarpus cupressiformis*, *E. sparteus*, *E. strictus* (Ram, 1959b)); сем. *Viscaceae* у *Viscum* и *Arceuthobium* (Bhandari, Nanda, 1968; Терехин, 1987).

Таким образом, и в случае, когда семязачатки морфологически не выражены, мы имеем дело с ретардациями, причем семязачатки представляют собой крайний вариант редукции и развитие их заканчивается на самой ювенильной стадии еще в тканях плаценты. Следует подчеркнуть, что структурная эволюция семязачатков от дифференцированных к недифференцированным, а затем к полному их исчезновению сопровождалась возникновением ряда необычных черт в развитии эмбриональных структур, обеспечивающих надежность систем репродукции при паразитическом существовании: формирование множественного археспория; образование различных выростов зародышевых мешков (рис. 4, *3*, *5*) и эндосперма, функционирующих как гаустории и внедряющихся иногда не только в ткани плаценты, но и доходящих до основания гинецея; образование сложного эндосперма (сем. *Loranthaceae*, *Viscaceae*) за счет объединения тканей эндосперма нескольких зародышевых мешков одной завязи. Подтверждением этого могут служить случаи образования нескольких диад и тетрад мегаспор у *S. album* (рис. 2, *2*, *3*), при этом семязачатки характеризовались отсутствием каких-либо признаков структурной дифференциации.

Была установлена прямая связь между редукцией комплекса плацента-семязачаток и степенью паразитизма. По мере усиления паразитизма семейства пор. *Santalales* располагаются следующим образом: *Olacaceae* — *Opiliaceae* — *Octoknemaceae* — *Grubbiaceae* — *Santalaceae*— *Misodendraceae* — *Loranthaceae* (Schellenberg, 1932). Fagerlind (1948) построил эволюционный ряд, касающийся преобразования завязи в пор. *Santalales*: многогнездная завязь с центральной плацентой и дифференцированными на структуры семязачатками — завязь без гнезд, с центральной плацентой, но без дифференцированных семязачатков — завязь без плаценты. Он предположил, что последние стадии редукции комплекса плацента — семязачаток у *Santalales* напоминают различные стадии редукции нуцеллуса. У *Phoradendrae*, *Arceuthobieae*, *Agonandreae*, *Helosideae* этот комплекс соответствует крассинуцеллятному семязачатку, у *Scurrula* и *Taxillus* — тенуинуцеллятному семязачатку, а у *Helixanthera* и *Visceae* — семязачатку с рудиментарным нуцеллусом. По его мнению (Fagerlind, 1946), гинецей *Santalales* по форме и строению напоминает унитегмальный семязачаток на заключительных стадиях редукции, при этом центральная колонка соответствует нуцеллусу, а стенка завязи — интегументу.

Согласно представлениям Терехина (1977, 1991), редукционные ряды, построенные в соответствии с увеличением функциональной специализации к паразитизму, обнаруживают постепенную редукцию и последовательную элиминацию сначала интегументальных, затем нуцеллярных, а впоследствии и плацентарных образований. И, таким образом, в качестве исходных структур следует рассматривать свободную центральную плаценту с более или менее дифференцированными семязачатками, которые в дальнейшем претерпели редукцию и постепенную элиминацию.

Однако, рассмотренные особенности строения семязачатка в пор. *Santalales* можно объяснить не только влиянием паразитического образа существования этих растений, но и исходя из общих представлений об эволюционном становлении отдельных его структур. Еще P. Maheshwari (1950) отмечал, что одним из важных признаков семязачатка является место инициации интегумента. Согласно представлениям Е. Л. Кордюм (1978), в ходе эволюции семязачатка интегумент постепенно стал возникать ближе к верхушке примордия семязачатка, что коррелировало с редукцией нуцеллуса. Проведенный нами анализ показал, что у ряда высокоспециализированных таксонов смещение места инициации интегумента в апикальную часть примордия семязачатка сопряжено не только с редукцией нуцеллуса, но и с разрастанием халазы и становлением пахихалазального семязачатка (Шамров, 1995, 1999). К таким таксонам относятся, например *Asclepiadaceae*, *Euphorbiaceae*, *Rubiaceae*, *Theligonaceae*, *Tropaeolaceae*. Наиболее ярко этот процесс проявился в пор. *Santalales*, у ряда представителей которого интегумент достигает крайней степени своего развития и образован лишь инициальными клетками. Показательным в этом отношении является также сем. *Rubiaceae*, в котором обнаружены все переходы от типичных тенуинуцеллятных к редуцированно тенуинуцеллятным семязачаткам (Fagerlind, 1937; Андронова, 1977, 1982). Появление пахихалазальных семязачатков и семян, отмеченное как среди примитивных, так и продвинутых таксонов, происходило, вероятно, многократно и является результатом адаптивной эволюции, связанной с особенностями диссеминации и прорастания. Лизикарпная завязь (по определению Тахтаджяна, 1964) — один из характерных признаков пор. *Santalales*. Как справедливо отмечает Терехин (1977), происхождение завязи «санталоидного типа» могло быть связано с особенностями строения плода и, как это было показано на примере *Viscaceae*, в процессе эволюции все большую роль как диаспоры стал играть плод, выполняя все функции семени по защите развивающегося зародыша до начала прорастания. При этом все ткани семени, как правило, потребляются растущим зародышем. Подобное строение плода характерно и для многих других представителей порядка.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Андронова Н. Н.* О строении семяпочки *Rubiaceae* Juss. // Бот. журн. 1977. т. 62. № 10. С. 1461—1469.

*Андронова Н. Н.* Систематика и филогения семейства *Rubiaceae* в свете эмбриологических данных // Матер. VI Моск. совещ. по филог. раст. М., 1982. С. 11—12.

*Анисимова Г. М.* Семейство *Olacaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1987а. Т. 4. С. 60—63.

*Анисимова Г. М.* Семейство *Opiliaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1987б. Т. 4. С. 64—66.

*Дженсен У. А.* Ботаническая гистохимия. М., 1965. 377 с.

*Иванов В. Б., Литинская Т. К.* Одновременная окраска белков и углеводов проционовыми красителями // Цитология. 1967. Т. 9. № 9. С. 112—116.

*Камелина О. П., Проскурина О. Б., Жинкина Н. А.* К методике окраски эмбриологических препаратов // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 4. С. 93—96.

*Кордюм Е. Л.* Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. Киев, 1978. 219 с.

*Никитичева З. И.* Семейство *Misodendraceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1987. Т. 4. С. 225—230.

*Никитичева З. И., Анисимова Г. М.* Семейство *Loranthaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1987. Т. 4. С. 74—83.

*Тахтаджян А. Л.* Основы эволюционной морфологии покрытосеменных М.; Л., 1964. 236 с.

*Терехин Э. С.* Паразитные цветковые растения. Эволюция онтогенеза и образа жизни. Л., 1977. 219 с.

*Терехин Э. С.* Семейство *Viscaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1987. Т. 4. С. 82—86.

*Терехин Э. С.* Проблемы онтогенеза семенных растений // Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. 1991. Вып. 2. 69 с.

*Терехин Э. С.* Семя и семенное размножение. СПб., 1996. 376 с.

*Терехин Э. С., Анисимова Г. М.* Семейство *Santalaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1987. Т. 4. С. 66—71.

*Шамров И. И.* Семязачаток цветковых растений. Принципы организации и типизации: Дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1995. 459 с.

*Шамров И. И.* Семязачаток как основа семенного воспроизведения цветковых растений: классификации структур // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 10. С. 3—35.

*Agarwal S.* The embryology of *Strombosia* Blume // Phytomorphology. 1961. Vol. 11. N 3. P. 269—272.

*Agarwal S.* Morphological and embryological studies in the family *Olacaceae* — I. *Olax* L. // Phytomorphology. 1963a. Vol. 13. N 2. P. 185—196.

*Agarwal S.* Morphological and embryological studies in the family *Olacaceae* — II. *Strombosia* Blume // Phytomorphology. 1963b. Vol. 13. N 3. P. 348—356.

*Bhandari N. N., Nanda K.* Studies in the *Viscaceae*. II. A reinvestigation of the female gametophyte of *Arceuthobium douglasii* // Amer. J. Bot. 1968. Vol. 55. P. 1028—1030.

*Bhatnagar S. P.* Some observations on the post-fertilization development of the embryo sac of *Santalum album* // Phytomorphology. 1959. Vol. 9. P. 87—91.

*Bhatnagar S. P.* Studies on angiospermae parasites. 2. *Santalum album*. The Santalwood tree // Bull. Nat. Bot. Gard. Lucknow. 1965. Vol. 112. P. 1—90.

*Bhatnagar S. P., Agarwal S.* Morphological and embryological studies in the family *Santalaceae* — IV. *Thesium* L. // Phytomorphology. 1961. Vol. 11. N 3. P. 273—282.

*Bhatnagar S. P., Sabharwal G.* Female gametophyte and endosperm of *Iodina rhombifolia* Hook. a. Arn. // Phytomorphology. 1966. Vol. 16. N 4. P. 588—591.

*Dahlgren K. V. O.* Die Morphologie des Nuzellus mit besonderer Berücksichtigung der Deckzellosen Typen // Jahrb. Wiss. Bot. 1927. Bd 67. N 2. S. 374—426.

*Dixit S. N.* Morphological and embryological studies in the family *Loranthaceae*. IV. *Amyema* Van Tiegh. // Phytomorphology. 1958. Vol. 8. N 3—4. P. 346—364.

*Fagerlind F.* Embryologische, zytologische und bestaubungsexperimentelle Studien in der Familie *Rubiaceae* nebst Bemerkungen über einige Polyploiditatsprobleme // Acta Norti. Berg. 1937. Bd 11. H. 9. S. 195—470.

*Fagerlind F.* Strobilus und Blüte von Gnetum und die Moglichkeit, aus ihrer Struktur den Blütenbau, der Angiospermen zu deuten // Arkiv Bot. 1946. Bd 33A. N 10. S. 5—46.

*Fagerlind F.* Gynoceumsmorphologische und embryologische Studien in der Familie *Olacaceae* // Bot. Notiser. 1947. H. 3. S. 207—230.

*Fagerlind F.* Beiträge zur Kenntnis der Gynoceummorphologie und Phylogenie der *Santalales*-Familien // Svensk Bot. Tidskr. 1948. Vol. 42. P. 195—229.

*Ghosh M.* The embryology of *Comandra umbellata* (L.) Nutt. // Curr. Sci. 1955. Vol. 24. N 8. P. 280—281.

*Griffith W.* On the ovulum of *Santalum album* // Trans. Linn. Soc. London, 1836. Vol. 18. P. 59—70.

*Griffith W.* On the ovulum of *Santalum*, *Osyris*, *Loranthus* and *Viscum* // Trans. Linn. Soc. London, 1843. Vol. 19. P. 171—214.

*Iyengar G. S.* Life history of *Santalum album* Linn. // J. Indian Bot. Soc. 1937. Vol. 16. N 4. P. 175—195.

*Johri B. M., Agarwal S.* Morphological and embryological studies in the family *Santalacaceae*. VIII. *Quinchamalium chilense* Lam. // Phytomorphology. 1965. Vol. 15. N 4. P. 360—372.

*Johri B. M., Agrawal J. S., Garg S.* Morphological and embryological studies in the family *Loranthaceae*. I. *Helicanthes elastica* (Dear) Dans // Phytomorphology. 1957. Vol. 7. N 3—4. P. 336—354.

*Johri B. M., Prakash S.* Morphological and embryological studies in the family *Loranthaceae*. XI. *Tapinostemma acaciae* (Zucc.) Van Tiegh. // Phytomorphology. 1965. Vol. 15. N 2. P. 150—158.

*Johri B. M., Raj B.* Morphological and embryological studies in the family *Loranthaceae*. XII. *Moquiniella rubra* (Spreng. f.) Balle // Osterr. Bot. Zetschr. 1969. Bd 116. H. 1—5. S. 475—485.

*Maheshwari P.* An introduction to the embryology of Angiosperms. New York, 1950. 453 p.

*Maheshwari P., Johri B. M., Dixit S. N.* The morphology and embryology of the *Loranthoideae* (*Loranthaceae*) // J. Madras Univ. 1957. Vol. 27. N 1. P. 121—136.

*Maheshwari P., Singh B.* Embryology of *Macrosolen cochinchinensis* // Bot. Gaz. 1952. Vol. 114. N 1. P. 20—32.

*Narayana R.* Morphological and embryological studies in the family *Loranthaceae*. III. *Nuytsia floribunda* (Tabill.) R. Br. // Phytomorphology. 1958. Vol. 8. N 3—4. P. 306—323.

*Paliwal R. L.* Morphological and embryological studies in some *Santalaceae* // Agra Univ. J. Res. Sci. 1956. Vol. 5. N 1. P. 193—284.

*Prakash S.* Morphological and embryological studies in the family *Loranthaceae*. X. *Barathranthus axanthus* (Korth.) Miq. // Phytomorphology. 1963. Vol. 13. N 1. P. 97—103.

*Raj B.* Morphological and embryological studies in the family *Santalaceae—Buckleya lanceolata* Sieb. et Zucc. // Beitr. Biol. Pflanzen. 1970. Bd 46. H. 2. S. 193—207.

*Raj B.* Morphological and embryological studies in the family *Santalaceae*. XIII. *Choretrum lateriflorum* R. Br. // Österr. Bot. Zeitschr. 1972. Bd 120. H. 1—2. S. 143—154.

*Ram M.* Morphological and embryological studies in the family *Santalaceae*. III. *Leptomeria* R. Br. // Phytomorphology. 1959a. Vol. 9. N 1. P. 20—33.

*Ram M.* Morphological and embryological studies in the family *Santalaceae*. 2. Exocarpus, with a discussion on its systematic position // Phytomorphology. 1959b. Vol. 9. N 1. P. 4—19.

*Schellenberg G.* Über Systembildung und über die Reihe der *Santalales* // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1932. Bd 50A. S. 345—378.

*Shamanna S.* A contribution to the embryology of *Olax wightiana* Wall. // Proc. Indian Acad. Sci. 1954. Vol. 39. N 6. P. 249—256.

*Shamanna S.* A contribution to the embryology of *Opilia amentacea* Roxb. // Curr. Sci. 1955. Vol. 24. N 5. P. 165—167.

*Shamrov I. I.* Ovule classification in flowering plants — new approaches and concepts // Bot. Jahrb. Syst. 1998. Vol. 120. N 3. P. 377—407.

*Shamrov I. I., Anisimova G. M., Lakshmi Sita G., Batygina T. B.* The peculiarity of ovule development in *Santalum album* (*Santalaceae*) // Abstr. XII Intern. Symp. Columbus, USA, 1992. P. 63.

*Skottsberg C.* Morphologische und embryologische Studien über die *Myzodendraceae* // Kgl. Svensk Vetes.-kapsakad. Handl. 1913. Bd 51. S. 34—46.

*Swamy B. G. L.* Contributions to the embryology of *Cansjera rheedi* // Phytomorphology. 1960. Vol. 10. N 4. P. 397—409.

*Treub M.* Observations sur les Loranthacées. 1. Développement des sac embryonnaires dans le *Loranthus spharocarpus*. 2. Embryogénie du *L. spharocarpus* // Ann. Jard. Bot. Buitenz. 1881. T. 2. Part 1. P. 54—76.

*Venturelli M.* Embriologia de *Struthanthus vulgaris* (*Loranthaceae — Loranthoideae*) // Kurtziana. 1981. T. 14. P. 73—100.

## SUMMARY

Ovule types in the order *Santalales* were analysed including the original data on the ovule morphogenesis in *Santalum album*. Three ovule types were distinguished: (1) differentiated ovules; (2) ovules without structural differentiation and (3) no ovules and the reproductive structures are developed inside the placenta, or the ovary wall tissues. The ovules of the first type are characterized by a certain structural amplification (pachychalaza enlargement) accompanied by simplification and even complete reduction of other structures (funicle). The ovules of the second and third types are extremely reduced in size due to their growth retardation. Their development terminates at the most juvenile stage while they are still inside the placenta tissues. The morphological evolution from the differentiated ovules to undifferentiated ones and to their complete disappearance is accompanied by a series of unusual morphological features in the reproductive structures, such as multicellular archesporium; embryo and endosperm outgrowths acting as haustoria and penetrating into the placenta, ovary wall or even into the gynoecium base; complex endosperm. The ovule structural peculiarities in the order *Santalales* arise both under parasitic mode of life and ones during general morphological evolution.

УДК 582.29:581.524(571.21)

© **С. А. Пристяжнюк**

# СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ НАПОЧВЕННЫХ ЛИШАЙНИКОВЫХ СИНУЗИЙ В СУБАРКТИЧЕСКИХ ТУНДРАХ ПОЛУОСТРОВА ЯМАЛ

S. A. PRISTYAZHNYUK. COMPARATIVE ANALYSIS OF TERRICOLOUS LICHEN SYNUSIA IN SUBARCTIC TUNDRAS OF YAMAL PENINSULA

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Поступила 29.06.1999

Проведено сравнение комплексов напочвенных лишайниковых синузий 4 ключевых участков в субарктических тундрах Ямала. Рассмотрены широтные изменения лишайникового покрова, а также особенности напочвенных лишайниковых синузий на территориях с грунтами легкого и тяжелого механического состава.

Ключевые слова: лишайники, синузия, тундра.

Настоящая работа направлена на изучение напочвенных лишайниковых синузий разных локальных территорий субарктики полуострова Ямал.

Для анализа использованы оригинальные данные о лишайниковом покрове 4 ключевых участков субарктических тундр п-ва Ямал: 1 — район среднего течения р. Сэбаяха (69° 37′ с. ш., 69° 27′ в. д.); 2 — район среднего течения р. Сё-Яха (70° 22′ с. ш., 68° 19′ в. д.); 3 — район озера Юн-То (67° 43′ с. ш., 67° 55′ в. д.); 4 — район впадения р. Халаталбей в р. Щучья (67° 28′ с. ш., 67° 25′ в. д.). Средняя площадь ключевого участка — 100 км$^2$.

Климат ключевых участков, расположенных в северных субарктических тундрах (1 и 2), характеризуется среднегодовой температурой – 10 °С, средней температурой июля + 7—+ 8 °С и среднегодовым количеством осадков около 280 мм. На участках 3 и 4 в южных субарктических тундрах среднегодовая температура составляет – 7 °С, средняя температура июля — + 13 °С, в год выпадает около 400 мм осадков (Справочник..., 1973).

Растительный покров ключевого участка 1 отличается широким распространением различных типов кустарничково-лишайниковых тундр и тундрово-болотных комплексов со значительным участием лишайников. В растительном покрове ключевого участка 2 преобладают различные кустарничково(кустарниково)-моховые сообщества и травяно-моховые ивняки. Участок расположен на территории разработки Бованенковского газового месторождения. Его растительный покров характеризуется сильной степенью нарушенности вследствие перевыпаса и проезда автотранспорта.

Ключевые участки 3 и 4 расположены вдоль строящейся железной дороги Обская—Бованенково, но в их пределах сильно нарушены лишь местообитания, расположенные вблизи железной и автомобильной дорог. На участке 3 широко распространены кустарничково-лишайниковые и разнотравно-дриадовые тундры, ивняковые и ерниковые сообщества. Растительный покров участка 4 отличается наличием лиственничных редин, а также широкой распространенностью травяно-моховых ивняков, пушицево-кустарничково-сфагновых, ерниково-лишайниково-моховых и дриадово-кустарничково-моховых тундр.

Выбор данных ключевых участков объясняется, во-первых, их относительно хорошей изученностью, во-вторых, их расположением, позволяющим проследить закономерности широтного изменения лишайникового покрова, в-третьих, разнообразием грунтов с преобладанием песков (участки 1 и 3) и суглинков (участки 2 и 4), что дает возможность оценить влияние механического состава грунта на особенности напочвенного лишайникового покрова.

## Материалы и методика

Для анализа использовано 985 описаний напочвенных лишайниковых синузий, выполненных в пределах 265 площадок геоботанических описаний фитоценозов. Описание и классифицирование синузий проведено по опубликованной ранее методике (Пристяжнюк, 2001).

Среднее проективное покрытие лишайников и синузий в массиве описаний фитоценозов ключевых участков вычислялось как среднее арифметическое. Достоверность средних и различий между средними оценивалась по t-критерию Стьюдента (Зайцев, 1990).

Встречаемость синузии на ключевом участке вычислялась путем деления числа фитоценозов, в которых встречена синузия, на общее число изученных фитоценозов данного ключевого участка.

Активность синузий вычислялась с использованием формулы, предложенной Л. И. Малышевым (1973), и рассчитывалась как квадратный корень от произведения среднего проективного покрытия на встречаемость синузии.

Сравнение ключевых участков по лихенофлоре и по набору синузий осуществлялось по коэффициенту Жаккара для качественных признаков. Сравнение комплексов синузий ключевых участков по активности синузий — по коэффициенту Жаккара для количественных данных (Миркин и др., 1989).

Названия лишайников соответствуют списку лишайников российской Арктики (Andreev et al., 1996).

Названия унионов в отличие от наших предыдущих работ (Пристяжнюк, 1996, 2001) сокращены до 1—2-видовых, учитывающих особенности состава основных характерных доминантов униона не только на п-ве Ямал, но и за его пределами.

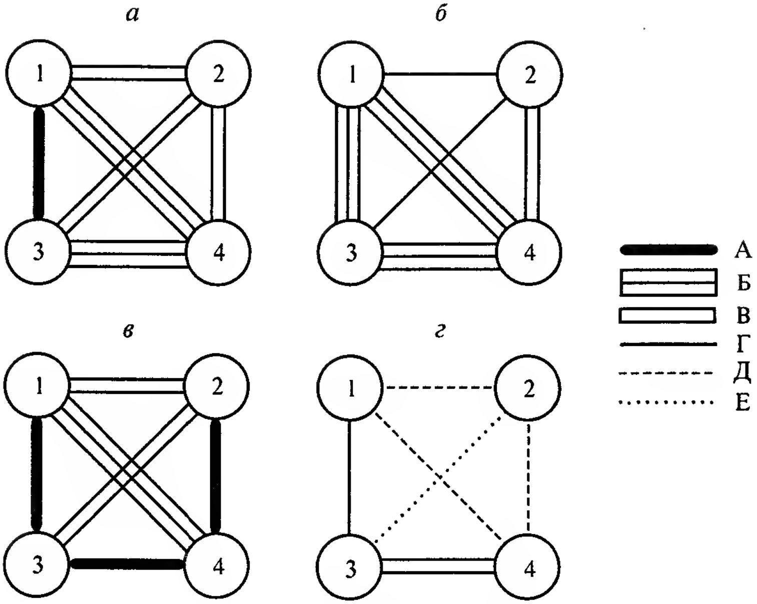
Приводимые далее результаты исследований отражают закономерности распределения напочвенного лишайникового покрова, выявленные на основе анализа массивов описаний фитоценозов и лишайниковых синузий. Исследуемые сообщества выбирались таким образом, чтобы на каждом ключевом участке равномерно охватить все основные типы растительности. Из анализа исключены растительные сообщества, характеризующиеся отсутствием лишайников. Это прежде всего водные, или околоводные сообщества гидрофильных трав и пойменные луга.

## Результаты и обсуждение

### Общие особенности лишайникового покрова

Одним из наиболее простых и наглядных способов оценки вклада напочвенных лишайников в сложение растительного покрова может служить среднее общее проективное покрытие лишайников в массиве описаний фитоценозов, характеризующих ту или иную территорию. Так, на ключевом участке 1, среднее покрытие лишайников составило 45 %, на ключевом участке 2 — 21, 3 — 37, 4 — 28 %.

Сравнение среднего проективного покрытия лишайников в массивах описаний фитоценозов разных ключевых участков показало: а) различия средних между участками 1 и 2, 1 и 4, 3 и 2, 3 и 4 статистически достоверны (на доверительном уровне 95 % и выше); б) различия средних между парами ключевых участков 1



Сходство исследованных участков.

1—4 — номера ключевых участков. Сходство: *а* — по составу напочвенной лихенофлоры; *б* — по набору социететов; *в* — по активности унионов; *г* — по активности социеитов. А — более 60 %; Б — от 51 до 60 %; В — от 41 до 50 %; Г — от 31 до 40 %; Д — от 21 до 30 %; Е — <21 %.

и 3, 2 и 4 недостоверны, и их значения находятся в пределах статистической погрешности.

Из данных результатов следуют выводы: 1) фитоценотическая роль лишайников, мерой которой может служить их проективное покрытие, выше на территориях, сложенных песками, и ниже на территориях, сложенных глинами; 2) в рассматриваемом регионе при продвижении с севера на юг изменения среднего проективного покрытия лишайников в массивах описаний сообществ ключевых участков статистически не подтверждаются. Различия средних связаны прежде всего с механическим составом пород.

На рисунке, *а* приведена корреляционная плеяда сходства ключевых участков по флористическому составу напочвенного лишайникового покрова. Наибольшее флористическое сходство наблюдается между участками, расположенными на песках (1 и 3). Довольно велико (свыше 50 %) сходство данных территорий с участком 4; напочвенная же лихенофлора участка 2 наиболее своеобразна.

Данные сравнения показывают, что в изучаемом регионе наиболее постоянен состав напочвенных лишайников на территориях, сложенных песками. В южном направлении происходит уменьшение флористического отличия территорий, расположенных на глинах, от территорий с преобладанием песков. В целом же в южном направлении в локальных флорах происходит увеличение разнообразия напочвенных лишайников, но при этом в пределах отдельно как северных, так и южных субарктических тундр флора напочвенных лишайников территорий на глинах приблизительно на 20 % беднее напочвенной лихенофлоры территорий, расположенных на песках (Пристяжнюк, 1998).

Сравнение ключевых участков по набору напочвенных лишайниковых синузий ранга социетета (см. рисунок, *б*) показано, что сходство между ключевыми участками 1, 3 и 4 практически одинаково и колеблется от 51 до 53 %. Сходство участка 2 с участком 4 остается приблизительно тем же, что и при сравнении по флоре (см. рисунок, *а*), а сходство с ключевыми участками, расположенными на песках (1 и 3), ослабевает.

При сравнении ключевых участков по активности синузий (см. рисунок, *в*, *г*) картина несколько меняется. По активности синузий ранга униона (см. рисунок, *в*) наиболее велико сходство между участками южных субарктических тундр (69 %). Активность же унионов ключевых участков северных субарктических тундр (1 и 2) наиболее сходна с активностью унионов на участках с теми же типами грунтов (соответственно 3 и 4), но расположенных в южных субарктических тундрах. Т. е. к северу дифференцирующее влияние механического состава грунтов увеличивается. Эта же закономерность прослеживается и при сравнении ключевых участков по активности синузий ранга социетета (см. рисунок, *г*).

## Анализ активности высших единиц синузий

Синузии формиона арктических и арктоальпийских лишайниковых синузий наиболее активны на ключевом участке 1 (см. таблицу). В южных субарктических тундрах этот формион более активен на территориях с песчаными грунтами, но данный показатель здесь значительно ниже. Активность формиона на ключевых участках с глинами еще ниже, особенно в южных субарктических тундрах. Данные сравнения показывают, что на аналогичных по субстратам территориях активность формиона арктических и арктоальпийских лишайниковых синузий выше на территориях, сложенных песками и возрастает в северном направлении. Это можно объяснить, во-первых, псаммофильностью большинства синузий формиона, а во-вторых, тем, что синэкологический оптимум большинства его доминантов расположен на севере тундровой зоны.

Федерация криофильных синузий наиболее активна на ключевом участке 1 (45 %). На остальных сравниваемых территориях данный показатель колеблется в пределах 24—28 %. Если встречаемость федерации в растительных сообществах здесь лишь на 15—26 % ниже, чем на ключевом участке 1, то среднее проективное покрытие в сообществах ниже на 55—61 %. Т. е., по сравнению с территориями северных субарктических тундр, расположенными на песках, на других ключевых участках активность федерации ниже прежде всего за счет уменьшения в сообществах среднего проективного покрытия данной синузии. На ключевом участке 2 (и отчасти 4) это объясняется относительно малым общим проективным покрытием лишайников, которые здесь в значительной степени уступают свои ценотические позиции мхам. Активность федерации на участках 3 и 4 ниже в значительной степени за счет повышения в аналогичных местообитаниях роли синузий федерации ксеромезофильно-мезофильных синузий.

Активность синузий федерации мезофильно-психрофильных синузий наиболее высока на территориях с песчаными грунтами, особенно на участке 1. На глинах активность федерации с широтой практически не изменяется и колеблется в пределах 5—6 %. При этом на участке 4 встречаемость по своему численному показателю равна среднему проективному покрытию в сообществах (6 %), на участке 2 при среднем проективном покрытии в 1 % встречаемость достигает 24 %. Анализ количественных показателей федерации показывает ее псаммофильность и большую распространенность в северных субарктических тундрах.

Низкая активность федерации мезофильно-психрофильных синузий на участке 2 (так же как и предыдущей федерации) частично связана с малым общим проективным покрытием лишайников. В южных тундрах уменьшение активности (и прежде всего встречаемости) федерации объясняется редкостью нивальных местообитаний.

Формион бореальных лишайниковых синузий наиболее активен в растительном покрове ключевых участков, расположенных в южных субарктических тундрах (см. таблицу). К северу его активность снижается. При этом формион имеет наибольшую встречаемость на территориях с грунтами тяжелого механического состава, а его среднее проективное покрытие выше на территориях, подстилаемых песками, что отражает общую для субарктики Ямала тенденцию снижения на глинах проективного покрытия лишайников.

Федерация ксеромезофильно-мезофильных синузий в пределах широтных полос характеризуется большей активностью на песках. Это объясняется прежде всего широкой распространенностью на территориях, подстилаемых песками, умеренно дренированных местообитаний с кустарничково-лишайниковыми тундрами, в которых многие синузии данной федерации на Ямале имеют свой фитоценотический оптимум. В целом активность федерации растет в южном направлении.

Активность федерации мезофильных синузий на Ямале ниже, чем у федерации ксеромезофильно-мезофильных синузий. В пределах изучаемого региона от широты она почти не зависит. Данный показатель вдвое выше на территориях с грунтами тяжелого механического состава. Последнее можно объяснить водоупорностью глин, приводящей к большей мезофитизации территории, способствующей широкому развитию различных кустарничково- и кустарниково-моховых сообществ, характерных для данной синузии.

Рассматривая синузии ранга формиона и федерации в целом для региона, можно заключить, что на территории субарктики Ямала наиболее активен формион бореальных лишайниковых синузий. Самая активная федерация ксеромезофильно-мезофильных синузий.

## Особенности состава и активности низших единиц синузий на ключевых участках

Участок 1 характеризуется наибольшим числом типов синузий — 12 унионов и 58 социететов (см. таблицу). Среди синузий разного ранга наиболее активен формион арктических и арктоальпийских лишайниковых синузий (активность 54 %), федерация криофильных лишайниковых синузий (45 %), унион Cladina rangiferina—C. stellaris (36 %), социетет Cladina rangiferina—C. arbuscula (18 %).

Унион Alectoria ochroleuca—A. nigricans на участке 1 занимает 2-е место по активности. Вместе с тем, данный показатель здесь в 3—15 раз выше, чем на других ключевых участках. В сложении растительного покрова участка 1 принимают участие все социететы униона, зарегистрированные на полуострове. При этом активность всех данных 6 социететов наиболее высока именно на этом ключевом участке. Из социететов униона наиболее часто здесь встречаются Bryocaulon divergens и Bryocaulon divergens—Alectoria nigricans (встречаемость 8 и 7 % соответственно). Синузии последнего социетета отличаются большим проективным покрытием в сообществах (в среднем 43 %). Встречен социетет только на участке 1 и играет здесь наибольшую роль в сложении ракомитриево-кустарничково(шикшево)-лишайниковых тундр, представляющих стадию зарастания песчаных раздувов.

В унионе Ochrolechia frigida—O. upsaliensis наиболее активны социететы Ochrolechia frigida и Ochrolechia androgyna, встречающиеся в 8 и 6 % фитоценозов соответственно, в которых покрывают в среднем 12—14 % площади. Это в значительной степени бриофильные синузии, их ценотическая роль наиболее велика в кочкарных ерниково-дикрановых тундрах на буграх тундрово-болотных комплексов, где они поселяются в основном поверх мхов и часто вызывают их отмирание.

Унион Thamnolia vermicularis—Flavocetraria cucullata имеет наибольшую ценотическую роль на участке 1, чем он обязан прежде всего социететам Thamnolia vermicularis и Thamnolia vermicularis var. subuliformis. Первая синузия более характерна для тамнолиево-политрихово-шикшевых тундр, вторая — для лишайниково-гимномитриевых сообществ, обычных на начальных стадиях зарастания песчаных раздувов.

Яркой особенностью федерации мезофильно-психрофильных синузий на ключевом участке 1 является наличие социетета Siphula ceratites—Cetrariella delisei. Данная синузия часто является наиболее заметным структурным компонентом дрепанокладусово-круглоосоково-сифулевых минеральных болот (Ребристая и др., 1996).

Формион бореальных лишайниковых синузий на участке 1 уступает свои позиции формиону арктических и арктоальпийских синузий. Тем не менее, к входящей в него федерации ксеромезофильно-мезофильных синузий относятся наиболее активные на

Активность синузий в массиве описаний фитоценозов

| Наименование синузий | Активность синузий на участках | | | |
|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 |
| Формион арктических и арктоальпийских синузий | 11 | 6 | 8 | 5 |
| Федерация криофильных синузий | 9 | 6 | 6 | 5 |
| Унион Alectoria ochroleuca — A. nigricans | 7 | 1 | 2 | 2 |
| Социетет Bryocaulon divergens — Alectoria nigricans | 4 | | | |
| Социетет Bryocaulon divergens | 3 | 1 | 2 | 1 |
| Социетет Alectoria ochroleuca — A. nigricans | 2 | | 1 | |
| Социетет Alectoria ochroleuca | 2 | | | 1 |
| Социетет Alectoria nigricans | 3 | | | |
| Социетет Bryoria nitidula | 3 | | 1 | |
| Унион Flavocetraria nivalis — Asahinea chrysantha | 4 | 3 | 5 | 4 |
| Социетет Flavocetraria nivalis — Sphaerophorus globosus — Cetraria nigricans | 4 | | 3 | |
| Социетет Flavocetraria nivalis | 3 | 3 | 2 | 1 |
| Социетет Asahinea chrysantha | 1 | | 3 | 3 |
| Социетет Parmelia omphalodes | | | 2 | 2 |
| Унион Ochrolechia frigida — O. upsaliensis | 3 | 4 | 3 | 2 |
| Социетет Pertusaria coriacea | 1 | | 1 | 2 |
| Социетет Pertusaria panyrga — Cladonia coccifera — Ochrolechia frigida | | | 2 | |
| Социетет Lecanora epibryon — Ochrolechia upsaliensis — O. frigida | | | 2 | |
| Социетет Ochrolechia upsaliensis | | 1 | 1 | 1 |
| Социетет Ochrolechia frigida | 2 | 4 | | |
| Социетет Ochrolechia androgyna | 2 | 1 | 1 | 1 |
| Социетет Varicellaria rhodocarpa | | | | 1 |
| Социетет Baeomyces carneus | 1 | | 1 | 1 |
| Унион Thamnolia vermicularis — Flavocetraria cucullata | 4 | 2 | 2 | 3 |
| Социетет Thamnolia vermicularis | 4 | 1 | 1 | 2 |
| Социетет Thamnolia vermicularis var. subuliformis | 3 | | 1 | |
| Социетет Flavocetraria cucullata — Cetraria islandica | 1 | 2 | 1 | 2 |
| Федерация мезофильно-психрофильных синузий | 6 | 1 | 5 | 2 |
| Унион Cetrariella delisei — Cetraria islandica | 5 | 1 | 5 | 2 |
| Социетет Cetrariella delisei — C. fastigiata — Arctocetraria andrejevii | 4 | | 4 | |
| Социетет Cetrariella fastigiata | 2 | | 2 | |
| Социетет Arctocetraria andrejevii | 1 | | | |
| Социетет Cetrariella delisei | 3 | | | + |
| Социетет Cetraria islandica | 1 | 1 | 2 | 2 |
| Социетет Cetraria islandica — Cladonia ecmocyna | | | 2 | 1 |
| Унион Siphula ceratites | 3 | | | |
| Социетет Siphula ceratites — Cetrariella delisei | 3 | | | |
| Унион Stereocaulon rivulorum | 1 | 1 | | |
| Социетет Stereocaulon rivulorum | 1 | 1 | | |
| Формион бореальных синузий | 8 | 8 | 9 | 10 |
| Федерация ксеромезофильно-мезофильных синузий | 8 | 5 | 9 | 8 |
| Унион Cladina rangiferina — C. stellaris | 8 | 5 | 8 | 8 |
| Социетет Cladina rangiferina — C. arbuscula | 4 | 1 | 4 | 4 |
| Социетет Cladina rangiferina — C. stellaris | 2 | | 3 | 3 |
| Социетет Cladina rangiferina — C. arbuscula var. mitis | 2 | 3 | | 1 |

*Продолжение таблицы*

| Наименование синузий | Активность синузий на участках | | | |
|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 |
| Социетет Cladina rangiferina | 1 | | 1 | 3 |
| Социетет Cladina arbuscula | 1 | | 2 | 2 |
| Социетет Cladonia uncialis | 3 | 2 | 4 | 3 |
| Социетет Cladonia amaurocraea | 1 | 1 | 2 | 3 |
| Социетет Cladonia crispata | 2 | | 2 | |
| Социетет Cladina stellaris | | | | 1 |
| Социетет Cladonia gracilis var. elongata | 2 | | 1 | 1 |
| Социетет Stereocaulon paschale | | | 4 | 2 |
| Социетет Stereocaulon alpinum | | | | 2 |
| Социетет Stereocaulon alpinum — Cetraria islandica | | | 2 | 1 |
| Социетет Sphaerophorus globosus | 3 | 2 | 2 | 1 |
| Социетет Sphaerophorus globosus — Ochrolechia frigida | 3 | 3 | | 2 |
| Социетет Sphaerophorus fragilis | | 2 | | |
| Унион Peltigera malacea — P. rufescens | 1 | 1 | 2 | 2 |
| Социетет Peltigera malacea | 1 | | 1 | 1 |
| Социетет Peltigera rufescens | 1 | | 1 | 2 |
| Социетет Peltigera didactyla | | 1 | 2 | 1 |
| Социетет Solorina crocea | 1 | | 2 | |
| Унион Cladonia coccifera — C. pyxidata | 2 | 2 | 3 | 2 |
| Социетет Cladonia coccifera — C. chlorophaea | 1 | | 2 | 1 |
| Социетет Cladonia coccifera | 1 | | | 1 |
| Социетет Cladonia chlorophaea | 1 | 2 | | 1 |
| Социетет Cladonia cariosa — C. chlorophaea | 1 | | | 2 |
| Социетет Cladonia pyxidata | | 1 | 1 | |
| Социетет Cladonia acuminata — C. coccifera — C. chlorophaea | 1 | | 1 | |
| Социетет Baeomyces roseus — Cladonia pyxidata — C. coccifera | | | 2 | 1 |
| Социетет Biatora vernalis — Cladonia chlorophaea — C. coccifera | 1 | | | |
| Федерация мезофильных синузий | 3 | 6 | 3 | 6 |
| Унион Peltigera aphthosa — P. canina | 2 | 4 | 2 | 5 |
| Социетет Peltigera leucophlebia — P. aphthosa | | | 1 | 2 |
| Социетет Peltigera scabrosa — P. leucophlebia | + | | | 2 |
| Социетет Peltigera leucophlebia — P. canina | + | 1 | 1 | 2 |
| Социетет Peltigera leucophlebia | + | 1 | 1 | 3 |
| Социетет Peltigera scabrosa | 1 | 1 | 1 | 2 |
| Социетет Peltigera canina — P. scabrosa | 1 | | | 1 |
| Социетет Peltigera scabrosa — P. aphthosa | | | | 2 |
| Социетет Peltigera aphthosa | 1 | 1 | 1 | 3 |
| Социетет Peltigera polydactyla | 1 | 2 | 1 | 2 |
| Социетет Peltigera canina | + | 2 | 1 | 2 |
| Социетет Nephroma arcticum | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Социетет Nephroma expallidum | | 2 | 1 | 1 |
| Социетет Stereocaulon alpinum — Nephroma expallidum | | 1 | | 1 |
| Социетет Lobaria linita | | 2 | | |
| Унион Cladonia cornuta — C. gracilis | 3 | 5 | 1 | 2 |
| Социетет Cladonia macroceras | 1 | 3 | | + |
| Социетет Cladonia bellidiflora — C. amaurocraea | 1 | 2 | | |
| Социетет Cladonia fimbriata | | | 1 | 1 |
| Социетет Cladonia ecmocyna — Peltigera scabrosa | 2 | | | + |
| Социетет Cladonia cornuta | 1 | 2 | | 1 |

*Продолжение таблицы*

| Наименование синузий | Активность синузий на участках | | | |
|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 |
| Социетет Cladonia cenotea – C. sulphurina | | | | 2 |
| Социетет Cladonia stricta | | 1 | | |
| Социетет Cladonia gracilis | 1 | | | 1 |
| Социетет Cladonia pleurota | | 3 | | |
| Социетет Cladonia cyanipes | | | 1 | |
| Социетет Stereocaulon glareosum | 2 | 1 | | 1 |
| Унион Icmadophyla ericetorum | | | 1 | |
| Социетет Icmadophyla ericetorum | | | 1 | |

Примечание. Активность, %: «+» — менее 1; 1 — 1–5; 2 — 6–10; 3 — 11–15; 4 — 16–20; 5 — 21–25; 6 — 26–30; 7 — 31–35; 8 — 36–40; 9 — 41–45; 10 — 46–50; 11 — 51–56.

данной территории унион Cladina rangiferina—C. stellaris и социетет Cladina rangiferina—C. arbuscula. Благодаря политопности многих синузий, данный унион в целом играет значительную роль в сложении большинства растительных сообществ территории, особенно в кустарничково-ракомитриево-лишайниковых тундрах, представляющих одну из последних сукцессионных стадий на дренированных участках водоразделов и пологих склонов.

Унион Cladonia coccifera—C. pyxidata имеет на участке 1 минимальную роль в растительном покрове, но характеризуется здесь большим числом социететов. Из них наиболее часто встречается синузия Biatora vernalis—Cladonia chlorophaea—C. coccifera, зарегистрированная только в типичных тундрах. Встречается она в пятнистых тундрах, а также на крутых склонах не южных экспозиций в овсяницево-кустарничковых тундрах и мохово-разнотравных ивняках.

Состав федерации мезофильных лишайниковых синузий на участке 1 малоспецифичен. Как особенность можно отметить лишь большие, чем на участке 3, разнообразие и роль в сложении растительного покрова униона Cladonia cornuta—C. gracilis.

Наиболее яркая негативная особенность ключевого участка 2 — низкая ценотическая роль лишайников и малое разнообразие синузий. Здесь зарегистрировано лишь 35 социететов. Вместе с тем значительного обеднения разнообразия напочвенных лишайников здесь не наблюдается. По-видимому, при усилении антропогенного воздействия (на данной территории оно особенно велико) сначала происходит уменьшение активности напочвенных лишайниковых синузий, затем снижение разнообразия синузий и уже после этого — обеднение лихенофлоры.

Среди синузий разного ранга на участке наибольшей активностью обладают формион бореальных лишайниковых синузий (37 %), федерация мезофильных лишайниковых синузий (29 %), унионы Cladina rangiferina—C. stellaris и Cladonia cornuta—C. gracilis (по 22 %), социетет Ochrolechia frigida (19 %).

Особенностью федерации криофильных синузий на ключевом участке 2 является относительно высокая активность униона Ochrolechia frigida—O. upsaliensis. Он представлен здесь 3 социететами, встреченными в кустарничково- и ерниково-моховых тундрах. Унионы Alectoria ochroleuca—A. nigricans и Flavocetraria nivalis—Asahinea chrysantha на участке представлены лишь одним социететом каждый (см. таблицу), зарегистрированными в ерниково-моховой кочкарной и в кустарничково-лишайниково-моховой тундрах.

Федерации мезофильно-психрофильных синузий и ксеромезофильно-мезофильных синузий на участке 2 по сравнению с другими ключевыми участками характеризуются наименьшей ролью в сложении растительного покрова. Первая представлена здесь лишь 2 синузиями — относительно редким, но характерным для северных субарктических тундр социететом Stereocaulon rivulorum и социететом Cetraria islandica, более распространенным южнее. Состав второй федерации сильно обеднен и малоспецифичен. Федерация же мезофильных синузий напротив, представлена довольно большим и не лишенным своеобразия набором синузий, из которых наиболее примечателен унион Cladonia cornuta—C. gracilis, проявляющий максимальную активность именно на участке 2. Самый часто встречающийся социетет униона — синузия Cladonia macroceras (19 %), обычная в преобладающих здесь различных сообществах с доминированием мезофильных мхов, в которых обычно покрывает около 10 % площади. Особенность униона Peltigera aphthosa—P. canina состоит в относительно высокой встречаемости социететов Nephroma expallidum и Lobaria linita (19 % и 24 % соответственно). Наиболее обычны данные синузии в (ерниково-)ивняково-моховых сообществах, деформированных оползнями.

На ключевом участке 3 зарегистрирован 51 социетет из 11 унионов. Наиболее активные синузии разного ранга: формион бореальных лишайниковых синузий (44 %), федерация ксеромезофильно-мезофильных лишайниковых синузий (43 %), унион Cladina rangiferina—C. stellaris (40 %), социетет Cladonia uncialis (20 %); самая часто встречающаяся синузия — Cladina rangiferina—C. arbuscula (29 % фитоценозов).

Федерация криофильных синузий на ключевом участке 3 имеет наибольшее число общих социететов с участком 1, так же расположенным на песках. Вместе с тем, более южное расположение 3-го участка проявляется в значительном изменении состава и активности синузий. Так, например, унион Alectoria ochroleuca—A. nigricans представлен здесь лишь 3 социететами, единично встреченными в пятнистых дриадово-лишайниковых тундрах на щебнистой вершине останца. Никакой роли в сложении растительного покрова (в отличие от участка 1) унион на данной территории практически не играет. На экспонированных дренированных участках, обычных для униона Alectoria ochroleuca—A. nigricans в типичных тундрах, он на участке 3 замещается синузией Flavocetraria nivalis—Asahinea chrysantha, имеющей наибольшее ценотическое значение именно на данном ключевом участке, где составляет основу лишайникового компонента различных лишайниково-кустарничковых (преимущественно дриадовых) с разнотравьем тундр.

Унион Ochrolechia frigida—O. upsaliensis на участке 3 отличается прежде всего тем, что *Ochrolechia frigida* не образует одноименной синузии (см. таблицу), а входит в качестве содоминанта в социететы Pertusaria panyrga—Cladonia coccifera—Ochrolechia frigida и Lecanora epibryon—Ochrolechia upsaliensis—O. frigida, наиболее часто встречающиеся в бугорковато-пятнистых и полигональных лишайниково-дриадовых тундрах.

Унион Thamnolia vermicularis—Flavocetraria cucullata представлен всеми встреченными на Ямале социететами, но играет меньшую, чем на других ключевых участках, роль в сложении растительного покрова.

В унионе Cetrariella delisei—Cetraria islandica, как и на участке 1, значительна активность социетета Cetrariella delisei—C. fastigiata—Arctocetraria andrejevii, обычного в нивальных и заболоченных местообитаниях. Отличительная особенность от песчаных территорий севера Субарктики — уменьшение числа монодоминантных синузий с доминированием арктических и арктоальпийских видов и возрастание ценотической роли синузий с доминированием бореального (по: Bird et al., 1980 — арктобореального) лишайника *Cetraria islandica*.

Все 3 униона федерации ксеромезофильно-мезофильных синузий на ключевом участке 3 играют большую роль в сложении растительного покрова, чем на других сравниваемых участках. Особенно велика ценотическая роль униона Cladina rangiferina—C. stellaris, встречающегося в 68 % изученных растительных сообществ, в которых его синузии покрывают в среднем 24 % площади. Унион Peltigera malacea—P. rufescens примечателен тем, что представлен здесь всеми встреченными на Ямале социететами. Они обычны на крутых дренированных склонах южных экспозиций, входя в состав разнотравно-овсяницево-дриадовых и кустарничково-лишайниковых тундр.

Федерация мезофильных синузий на участке 3 проявляет меньшую активность, чем на других сравниваемых территориях. Это относится прежде всего к униону Cladonia cornuta—C. gracilis, представленному лишь 2 социететами. Меньшую активность данного униона в южных субарктических тундрах отчасти можно объяснить усилением в мезофитных местообитаниях конкурентноспособности мхов по отношению к лишайникам, а также негативным влиянием увеличения густоты кустарникового яруса и массы листового опада.

Ключевой участок 4 занимает второе место по числу синузий, что частично связано с наличием редколесных сообществ, отсутствующих на других сравниваемых территориях. На участке зарегистрировано 57 социететов из 10 унионов. Набор наиболее активных синузий разного ранга совпадает с ключевым участком 3.

Унион Alectoria ochroleuca—A. nigricans на участке 4 представлен лишь 2 монодоминантными социететами Bryocaulon divergens и Alectoria ochroleuca, встречающимися на редких каменистых россыпях в составе кустарничково-лишайниковых тундр. Состав униона Flavocetraria nivalis—Asahinea chrysantha сходен с участком 3, но отличается отсутствием псаммофильной синузии Flavocetraria nivalis—Sphaerophorus globosus—Cetraria nigricans. Унион Ochrolechia frigida—O. upsaliensis примечателен отсутствием всех социететов с (со)доминированием *Ochrolechia frigida* и большей, чем на других участках, активностью синузии Pertusaria coriacea, часто принимающей участие в зарастании грунта в пятнистых кустарничково-дриадово-лишайниковых тундрах. Состав и роль в сложении растительного покрова униона Thamnolia vermicularis—Flavocetraria cucullata сходны с участком 2. Унион Cetrariella delisei—Cetraria islandica за счет возрастания ценотической активности *Cetraria islandica* несколько укрепляет свои позиции по сравнению с участком 2, но его активность остается значительно более низкой, чем на территориях, сложенных песками.

Формион бореальных лишайниковых синузий на участке 4 проявляет самую высокую активность. В значительной степени это связано с унионом Cladina rangiferina—C. stellaris, встречающимся в 78 % фитоценозов, а в ряде сообществ (например, в лиственничных редколесьях) его встречаемость достигает 100 %. Среднее же покрытие униона в фитоценозах (18 %) уступает территориям с песчаными грунтами (24—28 %). Унион Peltigera malacea—P. rufescens по своим весовым показателям уступает лишь участку 3. Кроме того, синузии этого униона здесь встречаются не только в кустарничковых тундрах, но и в травяно-мохово-ерниковых (или голубичных) лиственничных редколесьях. Состав униона Cladonia coccifera—C. pyxidata близок к составу этого униона на участке 1. Все социететы редки и существенной роли в растительном покрове не играют. Несколько выделяется лишь синузия Cladonia cariosa—C. chlorophaea, которая в местообитаниях с эродированным глинистым грунтом может покрывать до трети площади сообщества. В типичных тундрах на песках данная синузия частично замещается близким социететом Cladonia acuminata—C. coccifera—C. chlorophaea.

Федерация мезофильных синузий на ключевом участке 4 (как и на участке 2) отличается вдвое большей активностью, чем на территориях с песчаными грунтами. Но если на участке 2 наиболее высока активность униона Cladonia cornuta—C. gracilis, то на 4-м участке на первое место выходит унион Peltigera aphthosa—P. canina, представленный здесь всем набором социететов, за исключением синузии *Lobaria linita*. Синузии данного униона принимают участие в сложении мохово-лишайникового яруса лиственничных редколесий и различных кустарниково-моховых сообществ, покрывая в них около 10 % площади. Синузии униона Cladonia cornuta — C. gracilis редки и малоактивны. Из общего ряда выделяется лишь социетет Cladonia cenotea—C. sulphurina, встречающийся в сообществах с мощной моховой дерниной (20—30 см), где покрывает до 10 % площади. По-видимому, данная синузия на юге Ямала замещает встречающийся в подобных местообитаниях на севере Субарктики социетет Cladonia bellidiflora C. amaurocraea.

## Заключение

Проведенные исследования показали, что на каждом ключевом участке напочвенный лишайниковый покров обладает как индивидуальными, так и общими с другими территориями особенностями, связанными с различием и сходством широтного положения, механического состава грунта и общего характера растительности.

Фитоценотическая роль лишайников наиболее высока на территориях с песчаными грунтами. В пределах широтных полос на этих территориях выше и разнообразие напочвенных лишайников. С изменением широты наибольшие изменения в напочвенной лихенофлоре и в наборе синузий низшего ранга происходят на территориях с глинами.

Сравнение ключевых участков по активности синузий показало, что в рассматриваемом регионе при продвижении с севера на юг сходство между территориями с разными грунтами усиливается. При увеличении ранга единиц, по активности которых проводится сравнение, до уровня унионов увеличивается роль подстилающих грунтов и уменьшается влияние факторов, связанных с широтой. При сравнении на уровне федераций различия, связанные с широтным положением, уже отходят на второй план, и сходство участков определяется прежде всего условиями, вытекающими из особенностей подстилающих грунтов.

Участие разных синузий в сложении растительного покрова отдельных ключевых участков различно. Формион арктических и арктоальпийских лишайниковых синузий наиболее активен на территориях с песками. Его активность в целом возрастает в северном направлении. Роль формиона бореальных лишайниковых синузий в растительном покрове наоборот увеличивается в южном направлении, хотя на распространение федерации мезофильных синузий большее влияние оказывает механический состав грунта.

Исследованные участки расположены вдоль строящейся (или планируемой прокладки) железной дороги. Поэтому приведенные в статье данные по набору и активности лишайниковых синузий в будущем могут быть использованы для оценки изменения напочвенного лишайникового покрова под воздействием антропогенных факторов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Зайцев Г. Н.* Математика в экспериментальной ботанике. М., 1990. 296 с.

*Малышев Л. И.* Флористическое районирование на основе количественных признаков // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 11. С. 1581—1588.

*Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г.* Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 1989. 223 с.

*Пристяжнюк С. А.* Лишайники и их ценотическая роль в растительном покрове подзоны субарктических тундр полуострова Ямал // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1996. 17 с.

*Пристяжнюк С. А.* Роль субстрата в разнообразии лишайников в локальных флорах субарктических тундр полуострова Ямал // Чтения памяти Ю. А. Львова: Матер. II Межрегиональной экол. конф. Томск, 1998. С. 60—61.

*Пристяжнюк С. А.* Синузии напочвенных лишайников субарктических тундр полуострова Ямал // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 5. С. 30—38.

*Ребристая О. В., Телятников М. Ю., Пристяжнюк С. А.* Грядово-мочажинный тундрово-болотный комплекс // Зеленая книга Сибири: Редкие и нуждающиеся в охране растительные сообщества. Новосибирск, 1996. С. 245—247.

*Справочник* по климату СССР. Омск, 1972. Вып. 17. Ч. 1. 347 с.

*Andreev M., Kotlov Yu., Makarova I.* Checklist of Lichens and Lichenicolos Fungi of the Russian Arctic // The Bryologist. 1996. Vol. 99. P. 137—169.

*Bird C. D.*, et al. Lichens from the area draned by the Peel and Mackenzie rivers, Yukon and Northwest Territories, Canada. I. Macrolichens // Can. J. Bot. 1980. Vol. 58. N 18. P. 1947—1985.

## SUMMARY

The complexes of the terricolous lichen synusias growing on the four key subarctic plots in the Yamal peninsula are compared. Latitudinal changes of the lichen cover and peculiarities of the terricolous lichen synusia complexes on the territories with light and heavy soils are studied.

УДК 633.1:581.4

© В. Н. Егорова, Х. П. Мамаева, С. Н. Фирсов

# СТРУКТУРА КОНСОРЦИЙ ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ ЗЛАКОВ И ВОЗОБНОВЛЕНИЕ ИХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ В ПОЙМЕННЫХ ЦЕНОЗАХ РЕКИ ОКИ

V. N. EGOROVA, Kh. P. MAMAEVA, S. N. FIRSOV. GRASS GENERATIVE SPHERE CONSORTIUM STRUCTURE AND THEIR COENOPOPULATIONS REVIVAL IN OKA RIVER FLOOD-LANDS COENOSES

Московский педагогический государственный университет

Поступила 26 II 1999
Окончательный вариант получен 19 II 2001

В пойменных зонах р. Оки на вегетативных и генеративных органах 11 видов злаков было зафиксировано 30 видов насекомых. Наибольшую численность имели виды из семейства галлиц. Численность и динамика насекомых-консортов в консорциях в значительной степени зависела от жизненности особей и ценопопуляций злаков-эдификаторов консорций. Природные факторы и погодные условия также влияли на функционирование насекомых. На реальную семенную продуктивность злаков влияние насекомых сказывалось только при максимальной их численности. Во всех других ситуациях влияние насекомых на семенное возобновление злаков трудно было выделить среди всего комплекса факторов, воздействующих на эти процессы. Анализ свойств консортов и комплекса фитоценотически значимых биоморфологических признаков и свойств эдификаторов консорций дает основание считать, что коадаптация растений и их фитофагов осуществляется в процессе сопряженной эволюции и обеспечивает функционирование растений и животных в природных биоценозах. Можно полагать, что эволюционное становление видов, коадаптация растений и фитофагов, формирование биоценозов идут параллельно.

Ключевые слова: консорция, ценопопуляция, злаки, галлицы, пойма Оки.

В фитоценологии в последнее время все большее значение приобретают исследования, позволяющие раскрыть механизмы сукцессий при изучении динамики растительности (Василевич, 1993). Популяционно-онтогенетические исследования показали, что особенно результативным в этом направлении является изучение различных аспектов функционирования ценопопуляций отдельных видов или группы видов — основных ценозообразователей растительных сообществ (Ценопопуляции..., 1976; Динамика..., 1985; Егорова, 1988, 1993). Одним из ценопопуляционных свойств, наиболее полно раскрывающих механизмы сукцессий экосистем, является самоподдержание ценопопуляций. В этой связи изучение различных аспектов семенного и вегетативного размножения растений в природных сообществах является особенно актуальным.

В данной работе мы рассмотрим некоторые аспекты семенного размножения 11 видов злаков — основных ценозообразователей пойменных лугов р. Оки (Московская обл., Дединовское пойменное расширение) и влияние животных компонентов на эти процессы. Для выяснения роли насекомых в семенном возобновлении злаков проведено изучение структуры консорций их генеративной сферы. Качественные и количественные характеристики, полученные при изучении взаимоотношений фито- и зоокомпонентов, в определенной мере помогут раскрыть сущность и общие тенденции формирования адаптивных свойств консортов и эдификаторов консорций как функциональных единиц биоценозов.

В районе исследования пойменные луга испытывают различные антропогенные воздействия, поэтому материал собирали в сообществах, различающихся по интенсивности хозяйственного использования: 1) без внесения удобрений; 2) удобрения вносили в количестве $N_{120}PK_{60}$ действующего вещества в течение 20 лет до начала наблюдений и в течение всего срока сбора материала; 3) доза удобрений не была постоянной в период наблюдений, она колебалась от $N_{70-80-90}PK_{30-60}$ до $N_{120}PK_{60}$ (режим хозяйственного использования).[1] Все ценозы использовались как сенокосы с двукратным скашиванием. Первый укос проводили во 2-й половине—начале июля, 2-й — в конце августа—начале сентября.

Чтобы получить качественные и количественные характеристики отдельных процессов семенного размножения злаков, структуры консорций их генеративной сферы, жизненного состояния особей, ценопопуляций и растительности исследования проводили на нескольких уровнях: организменном, популяционном, фитоценотическом, биоценотическом. Для сбора материала использовали различные методики.

Для характеристики семенного размножения ценопопуляций злаков во всех исследуемых ценозах изучали потенциальную, условно-реальную, реальную семенную продуктивность, потенциальный запас семян ценопопуляций, погодичную динамику проростков. Методика сбора материала изложена ранее (Егорова, 1993). Параллельно в этих же ценозах исследовали динамику структуры консорций генеративных органов злаков; для изучения энтомокомплекса в генеративных органах злаков применяли методику для мелких двукрылых (Мамаева, 1964). Для анализа взаимоотношений фито- и зоокомпонентов нами были разработаны методы выделения признаков и свойств консорбентов консорций, подлежащих качественной и количественной характеристике. Подробно методика этих исследований изложена в отдельной статье (Егорова и др., 1987). Методика исследования динамики растительности пойменных ценозов, испытывающих различное антропогенное воздействие, описана в статье В. Н. Егоровой (1981).

Консорцию, следуя В. И. Василевичу (1983), мы рассматриваем как совокупность организмов, живущих на какой-либо особи растения или животного, питающихся тканями этой особи или просто прикрепляющихся к ней, использующих ее в качестве убежища.

В ходе энтомологических исследований на вегетативных и генеративных органах злаков были обнаружены насекомые — представители следующих отрядов: жесткокрылых, чешуекрылых, полужесткокрылых, трипсов, перепончатокрылых и двукрылых. Всего было зафиксировано 30 видов. Численность различных видов насекомых, обнаруженных на вегетативных органах злаков, была незначительной, в связи с чем не было установлено сколько-нибудь существенное их воздействие на эти органы растений. Ни насекомые, ни следы повреждений не были найдены на проростках всех исследуемых злаков во всех 3 сообществах. Различные виды насекомых были обнаружены главным образом в генеративных органах злаков (табл. 1).

Все зафиксированные насекомые, кроме галлиц, в соцветиях встречались неежегодно и часто в незначительном количестве. За 5 лет наблюдений в 3 ценозах и в соцветиях 11 видов злаков было обнаружено: мух — 9 видов, тлей — 1, клопов — 4, трипсов — 2, совок — 2. Установлено, что тли, клопы, трипсы, совки не связаны с определенными видами злаков, а также с определенными органами в структуре растения-хозяина. В зависимости от стадии развития насекомых и этапов развития растений или отдельных побегов, они могут встречаться то на вегетативных, то на генеративных органах злаков.

Пятилетние исследования показали, что среди изученных насекомых наибольшей численностью характеризовались виды из семейства галлиц (Cecidomylidae), которые ежегодно присутствовали в соцветиях злаков. Было также установлено, что у видов галлиц наблюдается достаточно строгая приуроченность к видам растений-хозяев.

До начала наших исследований на территории бывшего СССР было зарегистрировано 2 вида галлиц — Stenodiplosis bromicola, Contarina sp., поселяющихся в

---

[1] Использование этого ценоза соответствует хозяйственному режиму, так как от года к году не соблюдаются строго ни дозы, ни сроки внесения удобрений, ни сроки скашивания травы.

## ТАБЛИЦА 1

### Виды насекомых, обнаруженные в генеративной сфере злаков

| Вид растения | Виды насекомых | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | двукрылые | тли | трипсы | клопы | совки |
| *Bromus inermis* Leyss. | Stenodiplosis bromicola Mar. et Ag., Contarinia sp., Dasyneura sp., Dicraeus ingratus Zw., D. tibialis Mg. | — | Limothrips angulicornis Jabk. | Trigonotylus ruficornis Geoffr. | — |
| *Alopecurus pratensis* L. | Contarinia merceri Br., Dasyneura alopecuri Rn., Stenodiplosis geniculati Reuter, Oscinella alopecuri Mesnil. | — | Chirothrips hamatus Trub. | — | Parastictis secalis L. |
| *Dactylis glomerata* L. | Contarinia dactylidis H. Loew, Dasyneura dactylidis Metcalfe, Chlorops pumilionis Bjerk,Oscinella albiseta Mg. | — | — | Сем. Scutelleridae | — |
| *Festuca pratensis* Huds. | Contarinia festucae J., Dasyneura festucae Br. | — | — | Trigonotylus ruficornis, Сем. Scytelleridae | Parastictis secalis |
| *F. rubra* L. | Oscinella festucae Mesnil. | — | — | — | — |
| *Poa pratensis* L. | Contarinia poae Tomasz., Dasyneura poae Mühl. | — | — | — | — |
| *P. trivialis* L. | Contarinia poae, Dasyneura poae | — | — | — | — |
| *Agrostis gigantea* Roth | Dasyneura graminis Felt. | Rhopalosiphum padi L. | — | — | — |
| *Elytrigia repens* (L.) Nevski | — | — | — | Notostira erratica L., Trigonotylus ruficornis | — |
| *Phleum pratense* L. | Oscinella phlei Nart., Amaurosoma flavipes Fall., A. armillatum Zett. | Rhopalosiphum padi | Limothrips angulicornis | Trigonotylus ruficornis, Aelia acuminata L. | Parastietis secalis, Apamea sordens Hufn. |

генеративных органах *Bromus inermis*. Биология этих видов насекомых изучена в условиях культуры (Мариковский, Агафонова, 1961; Агафонова, 1962). В пойменных биоценозах р. Оки в генеративных органах исследуемых злаков было обнаружено еще 12 видов галлиц, которые раньше не были зарегистрированы на территории бывшего СССР. Краткие сведения по биологии видов галлиц, обнаруженных в структуре консорций соцветий некоторых злаков в пойменных биоценозах р. Оки, приведены в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Краткие сведения о биологии насекомых, поселяющихся в генеративной сфере некоторых злаков

| Вид галлиц | Краткая характеристика биологии галлиц и способ их функционирования в генеративных органах злаков |
|---|---|
| | *Bromus inermis* |
| Stenodiplosis bromicola | Личинки оранжевые, имаго летает в конце мая до середины июня, фаза яйца — 3—4 дня, фаза личинки — 8—9 дней. Зимуют в коконе, окукливаются в почве весной следующего года, фаза куколки — 3—5 дней. Имаго откладывают яйца на внутреннюю сторону нижней цветковой чешуи. Яичники содержат 30—170 яиц. В условиях Московской обл. в течение вегетационного сезона развивается 1 поколение. Личинки в соцветиях высасывают завязь, число их в цветке от 2—3 до 7—9. Личинки повреждают от 40 до 100 % цветков. |
| Contarinia sp. | Личинки желтого цвета, появляются в соцветиях чуть раньше личинок предыдущего вида, характер функционирования тот же. |
| Dasyneura sp. | Личинки грязно-желтого цвета. Появляются в соцветиях позже, чем личинки Contarinia sp., окукливаются следующей весной в почве, характер функционирования тот же. |
| | *Alopecurus pratensis* |
| Contarinia merceri | Личинки желтого цвета. Лёт имаго длится с конца мая до конца июня, отдельные особи живут 1—2 дня. Откладывают яйца в 6—9 ч утра. Стадия яйца — 4 дня, личинки созревают за 8—10 дней, зимуют в почве, окукливаются весной, 1 генерация в году. Личинки высасывают завязь цветков. |
| Dasyneura alopecuri | Личинки оранжевого цвета. Лёт имаго начинается с конца мая и продолжается до конца июня. Яйца откладывают на нижнюю часть цветковой чешуи. Личинки из них развиваются через 7—10 дней. Питаются, высасывая внутренние части цветка. Личинки зимуют в цветках, здесь окукливаются весной, имаго вылетает через 8 дней. |
| Stenodiplosis geniculati | Образ жизни сходен с таковым Dasyneura alopecuri. Имаго откладывают яйца в цветки, личинки зимуют в коконе, окукливаются в почве. |
| | *Dactylis glomerata* |
| Contarinia dactylidis | Личинки золотисто-желтого цвета. Имаго летает в июне, личинки развиваются 15—20 дней, питаются внутренними частями цветка, зимуют в почве, где и окукливаются весной. |
| Dasyneura dactylidis | Личинки розовато-красные, образ жизни как у предыдущего вида. Лёт имаго начинается с конца мая и продолжается в течение июня, личинки питаются тканями цветка, окукливаются весной в почве. |

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

| Вид галлиц | Краткая характеристика биологии галлиц и способ их функционирования в генеративных органах злаков |
|---|---|
| | *Festuca pratensis, F. rubra* |
| Contarinia festucae | Личинки лимонно-желтого цвета, в цветке их 3—8. Яйца откладываются в нераскрытые цветки. |
| Dasyneura festucae | Личинки красного цвета, встречаются в цветках. Они могут зимовать в семенах, обнаружены в июне. |
| | *Poa pratensis* |
| Contarinia poae | Личинки желтые. Имаго появляется в последней декаде мая, лёт имаго длится 20 дней, с максимальной численностью имаго — 7 дней, при температуре 15—18 °С, яйца откладывают в цветок по 1—3, стадия яйца 4—6 дней. Личинки созревают через 10—12 дней, питаются тычинками и пестиками, зимуют в почве в коконе, окукливаются весной. |
| Dasyneura poae | Личинки оранжево-красные, появляются в цветках позже, чем у предыдущего вида. Лёт имаго также начинается позже. В остальном ход развития и образ жизни сходны с таковыми предыдущего вида. |
| | *Agrostis* |
| Dasyneura graminis | Лёт имаго начинается в конце мая—начале июня, продолжается до конца июня. Личинки питаются мягкими тканями цветков. Этот вид может поселяться в генеративных органах различных видов рода полевиц. |

За исследуемый период наибольшая численность личинок галлиц была установлена в соцветиях костра безостого и лисохвоста лугового (рис. 1). В генеративных органах других видов злаков численность личинок галлиц была не высокой в период исследования (рис. 2). В соцветиях некоторых видов злаков за период исследования личинки галлиц либо не были обнаружены, либо они встречались в незначительном количестве.

Соцветия *Bromus inermis* и *Alopecurus pratensis* особенно интенсивно заселяются личинками галлиц в удобряемых ценозах по сравнению с неудобряемыми. При внесении удобрений, ценопопуляции этих видов злаков характеризуются высокой численностью и жизненностью, входя в группу доминантов и содоминантов. В удобряемых ценозах весовое обилие *Bromus inermis* колеблется от 60.4 до 79.1 %, *Alopecurus pratensis* составляет 17.2 % от общей биомассы растений на единицу площади ценоза. В течение всего периода исследований относительная доля генеративных растений в структуре ценопопуляций *Bromus inermis* колеблется от 31.4 до 44.4 %, *Alopecurus pratensis* — 18.7—25.5 %. В неудобряемых ценозах оба вида входят в группу сопутствующих видов (весовое обилие *Bromus inermis* — 0.82 %, а *Alopecurus pratensis* — 0.23 % от общей биомассы на единицу площади). В неудобряемых ценозах побеги обоих видов низкорослые, слабооблиственные, с более мелкими цветками и соцветиями. Относительная доля генеративных растений в структуре ценопопуляций *Bromus inermis* составляет 7.2—8.8 %, а *Alopecurus pratensis* — 5.3—13.4 %.

Высокорослые, хорошо облиственные генеративные побеги в удобряемых ценозах больше привлекают насекомых, являясь подходящей средой для откладывания яиц и последующего развития и выживания личинок. Кроме того, оба злака, будучи постоянными доминантами и содоминантами пойменных лугов, при внесении минеральных удобрений создают устойчивую кормовую базу для видов галлиц, поселяющихся в их генеративных органах. Это обусловливает высокую численность галлиц

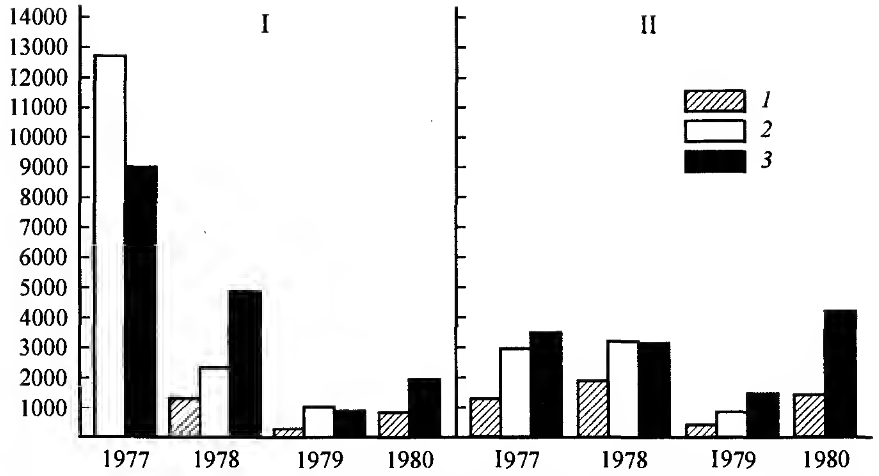


Рис. 1. Численность личинок галлиц в генеративных органах *Bromus inermis* (I), *Alopecurus pratensis* (II), (число личинок на 50 генеративных побегах).

Сообщества: *1* — без удобрений; *2* — режим хозяйственного использования; *3* — ежегодное внесение удобрений в количестве $N_{120}PK_{60}$. По оси ординат — количество, шт.; по оси абсцисс — годы наблюдений.

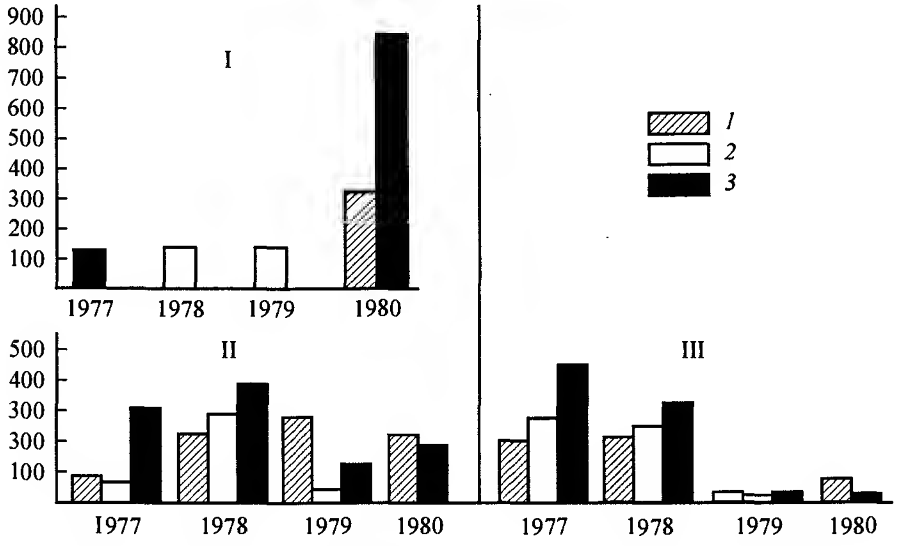


Рис. 2. Численность личинок галлиц в генеративных органах *Festuca pratensis* (I), *Poa pratensis* (II), *Dactylis glomerata* (III).

Обозначения те же, что и на рис. 1.

в удобряемых ценозах, хотя и не исключает существенные погодичные колебания (рис. 1).

В неудобряемых ценозах, в связи с пониженной жизненностью особей *Bromus inermis* и *Alopecurus pratensis* и соответственно уменьшения числа цветков, численность личинок галлиц в их соцветиях существенно уменьшается по сравнению с удобряемыми ценозами (рис. 1).

Таким образом, в удобряемых ценозах насекомые, личиночная стадия которых проходит в цветках и развивающихся зерновках обоих злаков *Bromus inermis* и *Alopecurus pratensis*, характеризующихся высокой жизненностью особей и ценопо-

ТАБЛИЦА 3

Динамика численности цветков и личинок галлиц в соцветиях *Bromus inermis* и *Alopecurus pratensis*

| Вид растений | Численность по сравнению с исходным состоянием, % | |
|---|---|---|
| | цветков | личинок |
| *Bromus inermis* | | |
| Исходное состояние | 100.0 | 100.0 |
| 1-й год | 72.0 | 31.7 |
| 2-й год | 47.1 | 10.1 |
| 3-й год | 66.5 | 18.6 |
| *Alopecurus pratensis* | | |
| Исходное состояние | 100.0 | 100.0 |
| 1-й год | 98.2 | 90.6 |
| 2-й год | 56.7 | 40.9 |
| 3-й год | 63.5 | 67.1 |

пуляций, могут достаточно полно реализовать потенциальные возможности для развития и формирования высокой численности популяций, так как постоянно располагают устойчивой и хорошей кормовой базой. Высокочувствительная сенсорная система насекомых-фитофагов позволяет им активно выбирать необходимые растения для питания (Шапиро, Волкова, 1981). Следовательно, в природных биоценозах численность консортов в значительной степени зависит от жизненного состояния особей и ценопопуляций эдификаторов консорций. Сходные материалы получены в условиях культуры (Агафонова, 1968).

Анализ погодичной динамики численности личинок галлиц и цветков в соцветиях злаков показал, что наблюдается определенный параллелизм динамических процессов в популяциях консортов и эдификаторов консорций (табл. 3).

Из материалов табл. 3 следует, что динамические процессы в популяциях насекомых, обитающих в соцветиях *Bromus inermis*, выражены резче, чем в ценопопуляциях растения-хозяина. В структуре консорций *Alopecurus pratensis* эти изменения были практически параллельны.

На функционирование консортов заметное влияние оказывают природные факторы, особенно погодные условия вегетационного периода. В годы, когда в весенний период выпадает мало осадков и верхний слой почвы сильно иссушается, наблюдается повышенная гибель куколок галлиц. Это приводит к заметному сокращению численности имаго и личинок галлиц, несмотря на наличие хорошей кормовой базы (в удобряемых ценозах).

При обильных осадках и в период лёта имаго также наблюдается существенное снижение их численности, а затем и численности личинок в соцветиях, так как независимо от наличия хорошей кормовой базы, уменьшаются потенциальные возможности размножения насекомых.

Таким образом, в сезонном развитии галлиц выделяются 2 критические фазы — окукливание и лёт имаго. В результате неблагоприятного воздействия погодных условий в эти периоды развития насекомых наблюдается падение численности личинок до минимума независимо от состояния кормовой базы (рис. 1, 2).

Действие природных факторов на функционирование насекомых усиливается, если неблагоприятные условия сохраняются в течение 2—3 лет подряд. В таких ситуациях к погодным (экзогенным) факторам регулирования численности насекомых присоединяются внутрипопуляционные (эндогенные) факторы. Действие последних выражается главным образом в снижении потенциальных возможностей размножения насекомых.

Степень воздействия консортов на семенную продуктивность злаков-эдификаторов консорций зависит от их численности. Только при максимальной численности личинок галлиц в соцветиях злаков наблюдается резкое снижение реальной семенной продуктивности. В период исследования, как было показано выше максимальная численность личинок была зафиксирована в соцветиях *Bromus inermis* и *Alopecurus pratensis*, в связи с этим в отдельные годы реальная семенная продуктивность у обоих злаков снижалась до минимума: у *Bromus inermis* формировалось в среднем меньше одной зерновки на генеративный побег — 0.32 шт./ген. побег, у *Alopecurus pratensis* — 5.5 шт./ген. побег. У злаков, соцветия которых в исследуемый период слабо заселялись личинками галлиц (рис. 2), трудно было выделить влияние насекомых на реальную семенную продуктивность, потенциальный запас семян ценопопуляций и их динамику среди всего комплекса воздействующих факторов (погодные и природные условия, антропогенное использование и др.) на эти процессы.

Эти данные позволяют заключить, что жизнедеятельность консортов можно рассматривать в качестве критического фактора, определяющего в конечном итоге уровень и динамику реальной семенной продуктивности эдификаторов консорций только при их максимальной численности. При более низкой численности личинок влияние насекомых на семенную продуктивность и потенциальный запас семян ценопопуляций находится в одном ряду с влиянием природных и антропогенных факторов в период цветения, плодообразования и созревания семян.

Немаловажное влияние на семенную продуктивность злаков оказывают фитоценотическая обстановка и жизненное состояние особей и ценопопуляций видов. При внесении удобрений с повышением жизненности генеративных побегов увеличивается потенциальная семенная продуктивность. В связи с этим реальная семенная продуктивность на удобряемых участках практически всегда была выше чем на неудобряемых (рис. 3), даже если в период исследования численность личинок была высокой (рис. 1).

Пятилетние наблюдения показали, что не происходит сколько-нибудь существенного влияния насекомых на плодообразование злаков (табл. 4). Например, у *Elytrigia repens*, в соцветиях которого не были обнаружены личинки галлиц за период исследования, процент плодообразования практически такой же, как и у *Bromus inermis*, соцветия которого интенсивно заселялись личинками. Не установлена непосредственная связь между характером плодообразования и функционированием консортов и у других видов. У злаков, в соцветиях которых не были обнаружены личинки галлиц или их численность была незначительной, процент плодообразования колебался от 20.2—68.4 % в изученном ряду сообществ.

В анализируемых пойменных ценозах параллельно с данными по структуре консорций генеративной сферы злаков были получены количественные характеристики потенциального запаса семян ценопопуляций последних. Выяснилось, что независимо от влияния насекомых, обитающих в генеративной сфере и воздействия экзогенных факторов на формирование реальной семенной продуктивности, ценопопуляции злаков, как при минимальной, так и максимальной численности генеративных особей, ежегодно собирают такое число семян на единицу площади, которое в несколько раз (в большинстве случаев многократно) превышает число взрослых особей на этой площади (табл. 5). Такого запаса семян при наличии условий их реализации достаточно и для поддержания исходной численности ценопоуляций и для ее увеличения вплоть до занятия видом доминирующего или содоминирующего положения.

Также не было установлено какой-либо определенной связи между численностью проростков и численностью насекомых в генеративной сфере растений в одних и тех же сообществах.

По средним данным за 10 лет в ценопопуляциях *Bromus inermis*, в которых была зафиксирована максимальная численность личинок галлиц, формировалось практически столько же проростков, как и в ценопопуляциях *Elytrigia repens*, в соцветиях которого личинки не были обнаружены за весь период наблюдений. В удобряемых

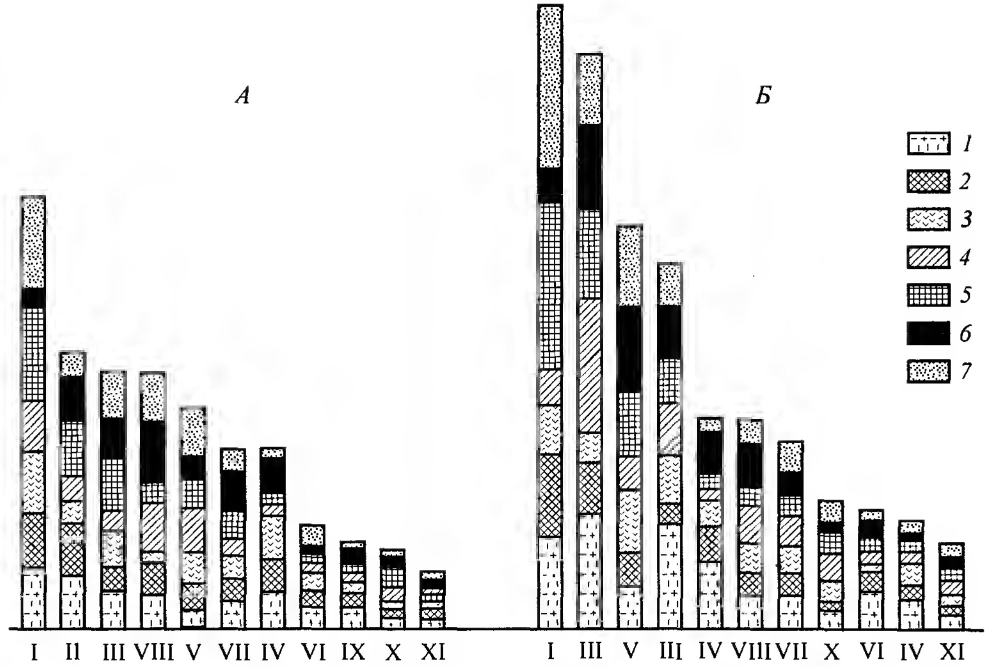


Рис. 3. Динамика реальной семенной продуктивности злаков в ценозах переходной части поймы.

*А* — без удобрений, *Б* — с удобрением $N_{120}PK_{60}$. Виды: *I — Agrostis gigantea, II — Phleum pratense, III — Dactylis glomerata, IV — Alopecurus pratensis, V — Poa palustris, VI — Festuca pratensis, VII — Poa trivialis, VIII — P. pratensis, IX — Festuca rubra, X — Bromus inermis, XI — Elytrigia repens*; *1—7* — сопоставляемые годы наблюдений.

сообществах в ценопопуляциях *Alopecurus pratensis*, соцветия которого здесь интенсивно заселялись личинками, численность проростков была заметно выше, чем *Agrostis gigantea*, *Dactylis glomerata*, *Phleum pratense*, *Festuca pratensis*, размножающихся, как и *Alopecurus pratensis*, семенным путем, хотя их генеративные органы либо слабо заселялись личинками галлиц, либо не заселялись совсем (рис. 2). В неудобряемых сообществах численность проростков *Alopecurus pratensis* на единицу площади была примерно такой же, как у *Phleum pratense*, *Festuca pratensis*, и несколько ниже, чем у *Agrostis gigantea* и *Dactylis glomerata*.

В исследуемых сообществах, как упоминалось выше, на проростках не были обнаружены ни насекомые, ни следы их повреждений в течение всего периода наблюдений. Это дает основание считать, что высокая смертность проростков в пойменных ценозах, достигающая, по нашим данным, 87—92 %, не связана с функционированием насекомых. Численность проростков растений и их смертность в природных сообществах зависят главным образом от экзогенных факторов и прежде всего от фитоценотической обстановки растительных сообществ (Егорова, 1993).

Итак, все выше рассмотренные материалы позволяют считать, что функционирование насекомых в генеративной сфере злаков — эдификаторов консорций, оказывая определенное влияние на реальную семенную продуктивность и ее погодичную динамику, не меняет присущие им уровень плодовитости, характер плодообразования и самоподдержания ценопопуляций.

В ходе популяционно-онтогенетических исследований в анализируемых сообществах были получены характеристики фитоценотически значимых биоморфологических признаков и свойств особей и ценопопуляций злаков, непосредственно не связанных с их плодовитостью и ее реализацией в природных сообществах. Эти данные, в дополнение к выше рассмотренным, также были использованы для выявления взаимосвязей между фито- и зоокомпонентами, а также для анализа общих

## ТАБЛИЦА 4

Плодообразование злаков в пойменных ценозах с различным использованием (средние данные за 10 лет)

| Виды | Без удобрений | | | Удобрения вносят в количестве $N_{120}PK_{60}$ | | | Режим хозяйственного использования | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | А | Б | В | А | Б | В | А | Б | В |
| *Phleum pratense* | 536.8 | 146.7 | 27.3 | 619.6 | 316.9 | 51.1 | 578.2 | 285.5 | 49.4 |
| *Agrostis gigantea* | 824.7 | 230.1 | 27.9 | 1396.2 | 352.7 | 25.3 | 1110.3 | 304.1 | 27.4 |
| *Dactylis glomerata* | 523.6 | 133.8 | 25.6 | 881.1 | 198.7 | 23.1 | 969.0 | 297.8 | 30.7 |
| *Alopecurus pratensis* | 269.0 | 95.2 | 35.4 | 290.0 | 106.8 | 36.8 | 317.5 | 113.9 | 35.8 |
| *Festuca pratensis* | 171.4 | 34.5 | 20.2 | 183.3 | 39.2 | 21.4 | 224.0 | 54.7 | 24.4 |
| *Poa palustris* | 464.0 | 107.0 | 23.1 | 260.1 | 161.1 | 61.9 | 362.1 | 117.1 | 32.3 |
| *P. trivialis* | 136.6 | 98.2 | 71.9 | 166.7 | 95.1 | 57.1 | 181.0 | 80.9 | 44.6 |
| *P. pratensis* | 226.4 | 154.8 | 68.4 | 421.9 | 111.2 | 26.4 | 408.0 | 216.5 | 53.1 |
| *Festuca rubra* | 89.1 | 31.7 | 35.6 | 76.8 | 38.9 | 50.7 | 83.0 | 34.2 | 41.2 |
| *Bromus inermis* | 152.4 | 45.5 | 29.9 | 230.1 | 65.3 | 28.4 | 181.0 | 70.3 | 38.8 |
| *Elytrigia repens* | 63.5 | 22.1 | 34.8 | 89.9 | 35.1 | 39.1 | 76.7 | 31.4 | 40.9 |

Примечание. А — потенциальная семенная продуктивность, Б — реальная семенная продуктивность, В — плодообразование, %.

тенденций в процессе формирования адаптивных свойств консорбентов как функциональных единиц биоценозов.

В этой связи были рассмотрены качественные и количественные параметры следующих признаков особей и ценопопуляций: продолжительность большого жизненного цикла особей, продолжительность онтогенеза побегов, размер дерновин, число парциальных кустов, число побегов на особь, процент генеративности, абсолютная масса семян, время созревания семян, энергичность осыпания семян.

Выше было показано, что не наблюдается прямой связи между способом размножения, уровнем репродуктивной способности, формированием проростков в растительных сообществах растений, с одной стороны, и структурой консорций — с другой. Далее рассмотрим взаимосвязь структуры консорций генеративной сферы злаков и более широкого комплекса их фитоценотически значимых биоморфологических свойств, перечисленных выше.

Рыхлокустовые злаки *Poa palustris*, *Phleum pratense*, *Agrostis gigantea*, размножающиеся только семенным путем, образуют небольшие дерновины с моно-дициклическими побегами. Большой жизненный цикл этих злаков непродолжителен (8—12 лет). Зерновки у них мелкие, поздно созревают (вторая половина июля—начало августа), слабо осыпаются или не осыпаются совсем после созревания. На поверхность почвы они попадают либо со всем соцветием, либо с частью его. Перечисленные виды характеризуются наибольшей среди изученных злаков плодовитостью, а в их соцветиях не были зафиксированы личинки галлиц за весь период исследования.

В соцветиях *Dactylis glomerata* и *Festuca pratense*, размножающихся также семенным путем, численность галлиц была сравнительно невысокой. В отличие от выше рассмотренных злаков, они имеют более крупные дерновины, более продолжительный онтогенез побегов (побеги ди-трициклические) и большой жизненный цикл. У этих видов формируются сравнительно крупные зерновки, которые созревают в середине июля и достаточно легко осыпаются после созревания.

Среди злаков, размножающихся семенным путем, достаточно высокая численность галлиц была зафиксирована у *Alopecurus pratensis*. Это влияло на его реальную семенную продуктивность. Однако, в отличие от других видов, у *A. pratensis* достаточно крупные зерновки, которые рано созревают (в середине июня) и очень легко осыпаются сразу после созревания. Благодаря этому свойству численность проростков в ценопопуляциях *A. pratensis* была либо выше, либо на таком же уровне, как и у

ТАБЛИЦА 5

Численность ценопопуляций злаков и формируемый ими запас здоровых и всхожих семян

| Виды | Переходная часть поймы | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | без удобрений | | | с удобрением $N_{120}PK_{60}$ | | | режим хозяйственного использования | | |
| | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 |
| *Dactylis glomerata* | 2.2 | 45 | 23 | 1.7 | 152 | 75 | 0.8 | 227 | 96 |
| *Phleum pratense* | 2.0 | 347 | 299 | 1.7 | 342 | 294 | 1.7 | 509 | 499 |
| *Festuca pratensis* | 4.8 | 70 | 64 | 0.96 | 3.0 | 3.0 | 4.6 | 221 | 203 |
| *Alopecurus pratensis* | 1.7 | 42 | 60 | 4.8 | 781 | 391 | 5.2 | 273 | 38 |
| *Agrostis gigantea* | 1.8 | 188 | 86 | 0.9 | 229 | 130 | 1.6 | 216 | 173 |
| *Poa palustris* | 0.4 | 71 | 14 | 0.6 | 19 | 4 | 0 | 0 | 0 |
| *P. trivialis* | 0 | 0 | 0 | 0.2 | 46 | 28 | 4.2 | 59 | 35 |
| *P. pratensis* | 14 | 164 | 56 | 3.2 | 69 | 24 | 7.8 | 554 | 188 |
| *Festuca rubra* | 6.4 | 98 | 39 | 0.3 | 4 | 1.6 | 2.9 | 17 | 7 |
| *Bromus inermis* | 1.6 | 0.4 | 0.3 | 15 | 60 | 55 | 19 | 72 | 67 |
| *Elytrigia repens* | 1.1 | 0.2 | — | 7.8 | 78 | — | 2.4 | 24 | — |

ТАБЛИЦА 5 (*продолжение*)

| Виды | Центральная часть поймы | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | без удобрений | | | с удобрением $N_{120}PK_{60}$ | | | режим хозяйственного использования | | |
| | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 |
| *Dactylis glomerata* | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *Phleum pratense* | 4.1 | 660 | 568 | 3.5 | 4399 | 3783 | 1.9 | 892 | 704 |
| *Festuca pratensis* | 3.8 | 229 | 210 | 7.6 | 654 | 602 | 0.8 | 4.0 | 3.5 |
| *Alopecurus pratensis* | 3.2 | 89 | 3 | 9.8 | 73 | 22 | 4.0 | 146 | 5 |
| *Agrostis gigantea* | 4.5 | 644 | 445 | 8.4 | 3745 | 2846 | 0.6 | 171 | 60 |
| *Poa palustris* | 4.2 | 227 | 46 | 7.0 | 1073 | 215 | 1.8 | 443 | 89 |
| *P. trivialis* | 0 | 0 | 0 | 6.7 | 309 | 185 | 7.0 | 477 | 286 |
| *P. pratensis* | 4.5 | 341 | 116 | 13 | 530 | 180 | 0.7 | 13 | 5 |
| *Festuca rubra* | 8.3 | 229 | 92 | 7.1 | 340 | 136 | 0.2 | 3 | 1.2 |
| *Bromus inermis* | 2.4 | 8 | 7 | 8.8 | 99 | 91 | 14 | 99 | 91 |
| *Elytrigia repens* | 2.3 | 1 | — | 3.1 | 16 | — | 7.2 | 58 | — |

Примечание. Число на 0.1 $м^2$: 1 — особей, 2 — здоровых семян, 3 — всхожих семян.

других злаков, размножающихся семенным путем, в соцветиях которых численность личинок галлиц была невысокой или они совсем отсутствовали.

*Poa pratensis* и *Festuca rubra*, занимающие промежуточное положение по численности личинок галлиц в соцветиях, являются дерновинно-длиннокорневищными злаками с полициклическими побегами, размножаются семенным и вегетативным путем. Зерновки у них сравнительно рано созревают и легко осыпаются после созревания.

*Poa trivialis* в исследуемых ценозах относится к группе рыхлодерновинно-длиннокорневищных растений. Он интенсивно размножается как семенным, так и вегетативным путем. Этот вид имеет моноциклические, слабые, мелкие побеги, парциальные кусты небольшого размера, которые в короткий срок (за 1—2 вегетационных сезона) заканчивают онтогенез и отмирают. Большой жизненный цикл составляет

5—7 лет. В связи с такими биоморфологическими свойствами *Poa trivialis* для устойчивого его функционирования в ценозах необходимо постоянное (ежегодное) семенное размножение на достаточно высоком уровне. Этому способствуют такие свойства, как достаточно высокая реальная семенная продуктивность, раннее созревание зерновок и быстрое их осыпание сразу после созревания. Зерновки у этого вида так быстро и легко осыпаются, что ко времени созревания их в верхней части соцветия, в нижней части соцветия они оказываются уже полностью осыпавшимися. Энтомологические исследования показали, что соцветия *P. trivialis* практически не заселяются насекомыми. Можно считать, что энергичное семенное и вегетативное размножение у этого вида обусловлено всем комплексом биоморфологических свойств особей и ценопопуляций, сопряженно сформировавшимися в процессе эволюционного становления вида.

*Bromus inermis*, в соцветиях которого была зафиксирована максимальная численность личинок галлиц, размножается преимущественно вегетативным путем. Семенное размножение в природных сообществах для этого вида необходимо только для поддержания генетических свойств ценопопуляций.

*Elytrigia repens*, как и *Bromus inermis*, является длиннокорневищным растением и размножается преимущественно вегетативным путем. Однако у этого вида в течение всего периода наблюдений в соцветиях не были обнаружены личинки галлиц. По реальной семенной продуктивности эти виды практически не различаются, в связи с тем, что потенциальная семенная продуктивность у *Bromus inermis* почти в 2 раза превышает потенциальную семенную продуктивность *Elytrigia repens*.

Итак, рассмотренные примеры показывают, что каждый вид характеризуется достаточно индивидуальными взаимосвязанными биоморфологическими свойствами и структурой консорций. Можно считать, что рассмотренные признаки и свойства консорций, особей и ценопопуляций растений сформировались в процессе сопряженной эволюции как адаптивные свойства, обеспечивающие функционирование растений и животных в биоценозах. Экзогенные факторы (природные и погодные условия, фитоценотическая обстановка растительных сообществ, внесение различных доз минеральных удобрений и пр.) оказывают влияние (в отдельных случаях существенное) на функционирование консортов и эдификаторов консорций. Однако общие закономерности коадаптации растений и их фитофагов сохраняются.

Специфичность и индивидуальность коррелятивных рядов биоморфологических свойств видов и структуры консорций, на наш взгляд, указывают на различие условий, в которых шло их эволюционное становление, а также на параллельные пути развития. Закономерности коадаптации злаков и насекомых могут свидетельствовать о том, что эволюция видов и биоценозов осуществляется параллельно.

Анализ структуры консорций генеративной сферы 11 видов злаков показал, что функционирование консортов не причиняет сколько-нибудь существенного ущерба эдификаторам консорций. Влияние насекомых, личиночная стадия которых проходит в генеративной сфере растений, на самоподдержание ценопопуляций растений, эдификаторов консорций, находится, практически, в одном ряду с воздействием таких экзогенных факторов, как природные условия, антропогенное воздействие, погодные условия в период цветения, образования и созревания семян.

## Благодарности

Работа подготовлена при поддержке Федеральной программы «Интеграция», проект 5.1, № 439.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Агафонова З. Я.* Новые вредители костра — злаковые мухи рода Dicreaeus (Diptera, Chloropidae) // Энтомол. обозр. 1962. Т. 41. Вып. 2. С. 492—504.

*Агафонова З. Я.* Биологический контроль в защите растений. М., 1968. 103 с.

*Василевич В. И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л., 1983. 347 с.

*Василевич В. И.* Некоторые новые направления в изучении динамики растительности // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 10. С. 1—16.

*Динамика* ценопопуляций растений. М., 1985. 205 с.

*Егорова В. Н.* Влияние эколого-антропогенных факторов на флористический состав пойменных лугов Оки (Московская обл.) // Раст. ресурсы. 1981. Т. 17. С. 257—263.

*Егорова В. Н.* Общие и специфические черты функционирования ценопопуляций в пойменных ценозах // Перспективы теории фитоценологии. Тарту, 1988. С. 71—79.

*Егорова В. Н.* Закономерности формирования репродуктивной способности растений и ее реализация в фитоценозах (на примере злаков пойменных лугов) // Проблемы репродуктивной биологии семенных растений. СПб., 1993. С. 46—63.

*Егорова В. Н., Гусева В. С., Литвинова Н. Ф.* и др. Некоторые аспекты организации и методики комплексных ботанико-зоологических исследований // Подходы к изучению ценопопуляций и консорций. М., 1987. С. 38—72.

*Мамаева Х. П.* Количественная характеристика галлиц, развивающихся в галлах на травянистых растениях // Докл. высш. школы. 1964. № 4. С. 20—24.

*Мариковский П. И., Агафонова З. Я.* Новый вид галлицы (Diptera, Chloropidae) // Энтомол. обозр. 1961. Т. 40. Вып. 2. С. 272—274.

*Ценопопуляции* растений: (Основные понятия и структура). М., 1976. 215 с.

*Шапиро И. Д., Волкова Н. А.* Самозащита растений от вредителей. Новая глава иммунологии // Будущее науки. М., 1981. С. 244—261.

## SUMMARY

30 insect species from the orders Coleoptera, Lepidoptera, Heteroptera, Thysandroptera, Hymenoptera and Diptera were registered on 11 species of cereals in the Oka River flood-land. The family of cecidium-fly (Cecidomylidae) was the most abundant on the inflorescences of the plants. The number of insects and its dynamics depended significantly on the vitality of consortium edificators — individual cereals and coenopopulations, nature and weather conditions. The insects affected the seed production only at the maximal population density. The analysis of consortium properties and phytocoenologically significant biomorphologic properties of consortium edificators showed coadaptation of plants and their phytophages in the cause of their evolution.

УДК 581.1

© С. Н. Шереметьев,[1] Н. И. Филатова,[2] К. Е. Чеботарева,[3]
Е. С. Нескрябина[4]

# СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ВИДОВ РАЗНОТРАВНО-ОСОКОВОГО СООБЩЕСТВА ПОЙМЫ РЕКИ ХОПЁР (ВОРОНЕЖСКАЯ ОБЛАСТЬ)

S. N. SHEREMETEV, N. I. FILATOVA, K. E. CHEBOTAREVA, E. S. NESKRJABINA.
STRUCTURAL AND FUNCTIONAL ORGANIZATION OF THE SPECIES OF HERB-CAREX MELANOSTACHYA COMMUNITY OF KHOPER RIVER FLOOD-LANDS (VORONEZH REGION)

[1, 2, 3] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
[4] Хопёрский государственный природный заповедник
Воронежская обл., Новохопёрский р-н, п/о Варварино
Поступила 12.01.2000
e-mail: snsh@nm.ru

Проведено комплексное исследование доминантов разнотравно-осокового сообщества с *Sanguisorba officinalis* на участке настоящего луга поймы р. Хопёр (Хопёрский государственный природный заповедник, Воронежская обл.). Исследованы следующие виды: *Calamagrostis epigeios*, *Carex melanostachya*, *Galium ruthenicum*, *Lythrum virgatum*, *Sanguisorba officinalis*, *Tanacetum vulgare*. В дневной и сезонной динамике изучены интенсивность транспирации, дефицит водного насыщения, оводненность листьев растений. Определены структурные характеристики растений: удельная поверхностная плотность листьев, индексы склероморфности, суккулентности и ксероморфности. Методами многомерного статистического анализа исследованы связи между показателями функционирования растений. Построена матрица экологического сходства. Обсуждаются вопросы сложности организации водного режима растений.

Ключевые слова: водный режим, луга, Хопёрский заповедник.

Работа является продолжением исследований структурно-функциональных особенностей растений ряда сообществ поймы р. Хопёр (Хопёрский государственный природный заповедник, Воронежская обл.), расположенных в экотонах с разными условиями почвенного увлажнения (Шереметьев и др., 1997). Наши предшествующие исследования показали, что поведение растений на градиенте влажности почвы подчиняется определенным количественным и качественным закономерностям (Шереметьев, Жаргалсайхан, 1990; Шереметьев, 1991, Шереметьев и др., 1997). На пути изучения этих закономерностей уже на этом этапе синтеза имеющихся данных хорошо выявляются по крайней мере 2 их основные составляющие: 1) связь фитоценотического статуса видов с их структурно-функциональными характеристиками; 2) достаточно строгая количественная зависимость сложности организации растений от увлажненности местообитаний. Для построения органичной, внутренне согласованной и в достаточной степени формализованной модели поведения растений на градиенте влажности почвы необходимо достаточно подробно и равномерно охватить наблюдениями сообщества в разных его частях. Одному из таких сообществ и посвящено данное сообщение. Целью работы является детализация концепции сложности организации водного режима растений.

## Материал и методика

Исследования проводили в разнотравно-осоковом сообществе с *Sanguisorba officinalis* L. в пойме р. Хопёр. Данное сообщество, по классификации К. А. Куркина (1987), относится к группе типов настоящих среднепоемных лугов с отметками 350—400 см над меженью реки (Титов, Печенюк, 1990). Эти луга распространены в притеррасной части поймы, где развиты насыщенные луговые суглинистые почвы, обладающие высоким плодородием (Добровольский и др., 1998). Существует мнение, что пойменные фитоценозы настоящих лугов значительно превосходят по продуктивности зональные естественные фитоценозы (Убугунова, 1999). Обычно в рассматриваемом сообществе доминируют такие виды, как *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Sanguisorba officinalis*, *Alopecurus pratensis* L., *Carex melanostachya* Bieb. ex Willd., но в засушливые годы заметное участие в травостое имеют *Tanacetum vulgare* L., *Galium ruthenicum* Willd., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. Обильны *Genista tinctoria* L., *Poa angustifolia* L., *Cnidium dubium* (Schkuhr) Thell., *Galium physocarpum* Ledeb., *Sedum purpureum* (L.) Schult., *Euphorbia kaleniczenkoi* Czern. Травостой густой. Общее проективное покрытие составляло 90—100 %. Хорошо выражена ярусность. Первый ярус состоит из генеративных побегов *Sanguisorba officinalis* (проективное покрытие 30—35 %; высота побегов 150—170 см), *Tanacetum vulgare* (25—30; 80—100), вегетативных побегов *Calamagrostis epigeios* (10—15; 80—100), *Carex melanostachya* (5—10; 50—70), *Euphorbia kaleniczenkoi* (5—10; 60—80). Во второй половине вегетации заметную роль в сложении сообщества начинает играть *Lythrum virgatum* L., образующий куртины высотой 80—100 см с проективным покрытием до 10 %. В нижнем ярусе преобладают *Carex praecox* Schreb. (25—30 %), ползучие побеги *Galium ruthenicum* (20—25), *Cnidium dubium* (10—15), *Ranunculus polyanthemos* L. (до 5). Следует отметить, что в год проведения наблюдений первая половина вегетации была сравнительно влажной (запас влаги в слое почвы 0—30 см находился в пределах 60—70 мм). Вторая ее половина отличалась довольно засушливыми условиями произрастания, когда запас влаги снизился до 39 мм. В среднем за период наблюдений он составил 56 мм. Объектами исследований здесь были следующие виды: *Calamagrostis epigeios*, *Carex melanostachya*, *Galium ruthenicum*, *Lythrum virgatum*, *Sanguisorba officinalis*, *Tanacetum vulgare*.

*Calamagrostis epigeios* — многолетнее длиннокорневищное растение с кистекорневой пучковатой системой глубиной до 200 см. Стебель высотой 80—150 см. Цветет во второй половине июня. Ксеромезофит. Растет преимущественно на песчаных (хорошо дренированных) почвах, но встречается и на заболоченных лугах (Губанов и др., 1990). Типичен для молодых сосновых культур и лесных опушек надлуговой террасы, откуда он и заходит на участки псаммофитно-степной растительности.

*Carex melanostachya* — многолетнее травянистое короткокорневищное растение с кистекорневой системой глубиной до 60 см. Цветет в июне. Мезофит. Растет преимущественно во влажных местообитаниях, на лугах, лесных полянах, по берегам водоемов.

*Galium ruthenicum* — многолетнее травянистое длиннокорневищное растение высотой 25—40 см. Листья с листовидными прилистниками линейные, нитевидные по 8—10 в мутовке. Имеет многоосевую стержнекорневую систему с максимумом ветвления в средней и нижней частях глубиной до 200 см. Цветет в середине июня—начале июля. Мезоксерофит. Растет на остепненных полянах, сухих лугах, степных склонах.

*Lythrum virgatum* — многолетнее травянистое короткокорневищное растение с толстым деревянистым корнем и прямостоячим четырехгранным простым или ветвистым стеблем высотой 30—100 см. Цветет в июле—августе. Мезофит. Преимущественно растет в сырых местах: на влажных заливных лугах, травяных болотах, по берегам водоемов.

*Sanguisorba officinalis* — многолетнее короткокорневищное растение с кистекорневой универсальной системой. Стебли высотой 150—170 см. Цветет в июле—августе. Мезофит. Преобладает на лугах с влажно-луговым увлажнением, реже растет на суходольных лугах, в луговых степях. Благодаря хорошо развитой корневой системе, проникающей в глубину до 1 м, кровохлебка хорошо переносит засухи, способна расти на бедных почвах (Губанов и др., 1990).

*Tanacetum vulgare* — многолетнее травянистое растение с ползучим, разветвленным корневищем. Стебель высотой 30—100 см, прямой, разветвленный вверху, обильно облиственный. Цветет в июле—октябре. Мезоксерофит. Часто растет в виде отдельных скоплений в травостое на сухих и умеренно влажных участках. Выносит краткосрочное затопление и небольшое заиление (Губанов и др., 1990).

В дневной и сезонной динамике были подробно изучены интенсивность транспирации (методом быстрого взвешивания), дефицит водного насыщения (методом насыщения), оводненность листьев (весовым методом). Параллельно вели наблюдения за температурой и влажностью воздуха и почвы, освещенностью.

Кроме показателей водного режима были исследованы некоторые структурные показатели ассимиляционного аппарата. Для морфолого-анатомического анализа фиксировали окончившие рост листья из средней части генеративного побега. Методом точечного анализа с помощью морфометрических сеток случайного шага определен парциальный объем тканей листа и составлены гистологические диаграммы. Все измерения тканей и клеток проводили в 10-кратной повторности с определением среднеарифметических значений и доверительных интервалов измерений. Исходя из этих данных рассчитаны следующие универсальные показатели, характеризующие структуру листа (Гамалей, Шийрэвдамба, 1988).

Индекс склероморфности $I_{\text{скл}}$ — показатель плотности сложения тканей листа, коррелирующий со степенью редукции поверхности органов. Оценивается по парциальному объему клеток, определяемому как разность между общим объемом листа и парциальным объемом межклетников $V^{\text{п}}_{\text{мкл}}$:

$$I_{\text{скл}} = 1 - V^{\text{п}}_{\text{мкл}}.$$

Индекс суккулентности $I_{\text{сукк}}$ — показатель содержания водоносных элементов в органе, коррелирующий с увеличением объема листа у ксерофитов суккулентного типа. Определяется как суммарный парциальный объем всех водоносных элементов листа $V^{\text{п}}_{\text{вт}}$ (водоносной паренхимы, крупноклетных сильно вакуолизированных клеток эпидермиса или гиподермы, водоносной обкладки проводящих пучков и водоносных трихом):

$$I_{\text{сукк}} = \Sigma\, V^{\text{п}}_{\text{вт}}.$$

Индекс ксероморфности $I_{\text{кс}}$ — интегральный показатель, суммарно характеризующий трансформации органа в склероморфном и суккулентном направлениях. Определяется как произведение индексов склероморфности и суккулентности:

$$I_{\text{кс}} = I_{\text{скл}} \cdot I_{\text{сукк}} \cdot 100\ (\%).$$

Данные обрабатывали с помощью стандартных статистических методов. Множественный регрессионный анализ проводили с помощью программы StepRegression (версии для Excel 97 и 2000, автор С. Н. Шереметьев). Эта программа позволяет проводить симметризующие преобразования переменных, оценивать вес влияния каждой переменной на отклик и подбирать наиболее адекватную реальным данным структуру уравнений. Посмотреть описание и бесплатно загрузить программу можно по адресу: http://excelstat.newmail.ru; подробное описание алгоритма в help-файле в программе, а также в работе: Шереметьев, Жаргалсайхан (1990).

Коэффициенты парной ($r^2$) и множественной ($R^2$) детерминации, приводимые в работе, статистически достоверны на доверительном уровне $P = 0.95$. В таблицах имеются следующие обозначения: $n$ — число наблюдений, $\overline{X}$ — средние и $S_x$ — стандартные отклонения.

Экологическое сходство видов оценивали по формуле, приведенной в монографии П. Джиллера (1988):

$$\rho_{ij} = \frac{d_i - d_j}{\sqrt{(\omega_i^2 + \omega_j^2)/2}},$$

где $\rho_{ij}$ — безразмерная величина, характеризующая степень экологического сходства между видами $i$ и $j$ (считается, что если $|\rho| \leqslant 0.5$, то сходство между видами велико, если $|\rho| > 1$, то сходство выражено слабо, если $|\rho| > 3$, то сходство между видами не выражено), $d_i - d_j$ — разность средних значений элементов водного режима, $\omega_i$, $\omega_j$ — стандартные отклонения.

ТАБЛИЦА 1

Матрица экологического сходства по совокупности элементов водного режима растений разнотравно-осокового сообщества с *Sanguisorba officinalis*

| $P_{ij}$ | | | | | | $\overline{P}$ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| *Carex melanostachya* | −0.476 | −0.697 | −1.793 | −2.023 | −2.880 | −1.574 |
| 0.476 | *Calamagrostis epigeios* | −0.225 | −1.190 | −1.634 | −2.269 | −0.969 |
| 0.697 | 0.225 | *Lythrum virgatum* | −1.176 | −1.483 | −2.187 | −0.785 |
| 1.793 | 1.190 | 1.176 | *Sanguisorba officinalis* | −0.333 | −0.805 | 0.604 |
| 2.023 | 1.634 | 1.483 | 0.333 | *Galium ruthenicum* | −0.458 | 1.003 |
| 2.880 | 2.269 | 2.187 | 0.805 | 0.458 | *Tanacetum vulgare* | 1.720 |

Примечание. $P_{ij}$ — показатели экологического сходства между парами видов, $\overline{P}$ — средний показатель экологического сходства каждого вида с остальными.

Очевидно, что эта формула пригодна для оценки экологического сходства видов как по отдельным показателям, так и по их совокупности. Последнее, на наш взгляд, более предпочтительно, поскольку дает интегральную характеристику «сходства—различия» совместно произрастающих видов. Для оценки экологического сходства по совокупности изученных признаков (интенсивности транспирации, дефицита водного насыщения и содержания воды в листьях растений) были рассчитаны средние оценки $P_{ij}$ для вида по оценкам $\rho_{ij}$ для каждого показателя водного режима (эти оценки $P_{ij}$ приведены в табл. 1). При изменении влажности почвы и воздуха интенсивность транспирации и содержание воды, с одной стороны, и дефицит водного насыщения в листьях растений, с другой, изменяются, как правило, в противоположных направлениях. Поэтому при вычислении оценки $P_{ij}$ знак $\rho_{ij}$ для дефицита водного насыщения изменяли на противоположный. В противном случае эта оценка стремилась бы к нулю, что сделало бы невозможным выявление различий между видами.

## Результаты и обсуждение

Интенсивность транспирации (ИТ) в среднем для всех изученных видов была очень высокой для данных условий произрастания (1.798 $г_{воды}/г_{сух.\ массы} \cdot ч$: табл. 2). Наибольший вклад в ее формирование внесли *Galium ruthenicum*, *Tanacetum vulgare* и отчасти *Sanguisorba officinalis*. Эти виды обладают достаточно мощной корневой системой для использования большого объема почвы и поддержания высокой интенсивности транспирации. Кроме того, у *Tanacetum vulgare* и *Sanguisorba officinalis* нет заметных структурных приспособлений для ограничения потерь воды, что также сказывается на скорости ее испарения. Однако столь высокие затраты влаги на испарение привели к тому, что уже в конце июля, когда запасы воды в почве стали постепенно снижаться, эти виды начали терять листовую массу из-за высыхания листьев. Интенсивность транспирации также заметно снизилась (на 1.4—

ТАБЛИЦА 2

Интенсивность транспирации (ИТ), дефицит водного насыщения (ДВН), содержание воды в листьях (СВ) у растений разнотравно-осокового сообщества

| Даты, 1997 г. | Показатели | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | ИТ, $г_{воды}/г_{сух.\ массы} \cdot ч$ | | | ДВН, % | | | СВ, $г_{воды}/г_{сух.\ массы}$ | | |
| | $n$ | $\overline{X}$ | $S_x$ | $n$ | $\overline{X}$ | $S_x$ | $n$ | $\overline{X}$ | $S_x$ |
| | *Calamagrostis epigeios* | | | | | | | | |
| 8 VII | 20 | 1.285 | 0.436 | 20 | 9.2 | 5.5 | 20 | 1.596 | 0.078 |
| 20 VII | 20 | 1.227 | 0.401 | 20 | 13.8 | 3.3 | 20 | 1.528 | 0.101 |
| 27 VII | 20 | 1.095 | 0.342 | 20 | 19.0 | 6.4 | 20 | 1.502 | 0.092 |
| 29 VII | 20 | 1.221 | 0.269 | 20 | 16.1 | 4.8 | 20 | 1.467 | 0.103 |
| 4 VIII | 20 | 1.189 | 0.313 | 20 | 16.8 | 5.9 | 20 | 1.524 | 0.100 |
| 7 VIII | 20 | 0.816 | 0.238 | 20 | 19.9 | 6.8 | 20 | 1.406 | 0.095 |
| В целом для вида | 120 | 1.139 | 0.368 | 120 | 15.8 | 6.5 | 120 | 1.504 | 0.110 |
| | *Carex melanostachya* | | | | | | | | |
| 8 VII | 20 | 1.200 | 0.349 | 20 | 20.7 | 3.8 | 20 | 1.618 | 0.102 |
| 20 VII | 20 | 1.084 | 0.422 | 20 | 17.8 | 3.2 | 20 | 1.543 | 0.103 |
| 27 VII | 20 | 1.129 | 0.340 | 20 | 21.3 | 2.9 | 20 | 1.466 | 0.088 |
| 29 VII | 20 | 1.045 | 0.401 | 20 | 22.6 | 2.3 | 20 | 1.430 | 0.050 |
| 4 VIII | 20 | 0.868 | 0.260 | 20 | 23.8 | 3.5 | 20 | 1.548 | 0.072 |
| 7 VIII | 20 | 0.696 | 0.236 | 20 | 23.5 | 3.1 | 20 | 1.435 | 0.090 |
| В целом для вида | 120 | 1.003 | 0.376 | 120 | 21.6 | 3.7 | 120 | 1.507 | 0.109 |
| | *Galium ruthenicum* | | | | | | | | |
| 8 VII | 20 | 3.157 | 0.897 | 20 | 18.4 | 6.3 | 20 | 2.485 | 0.186 |
| 20 VII | 20 | 2.554 | 0.824 | 20 | 18.0 | 3.2 | 20 | 2.160 | 0.188 |
| 27 VII | 20 | 3.224 | 0.738 | 20 | 18.5 | 3.7 | 20 | 2.573 | 0.344 |
| 29 VII | 20 | 3.093 | 0.844 | 20 | 22.0 | 3.7 | 20 | 2.456 | 0.343 |
| 4 VIII | 20 | 2.626 | 0.829 | 20 | 23.4 | 2.9 | 20 | 2.306 | 0.152 |
| 7 VIII | 20 | 1.699 | 0.287 | 20 | 27.4 | 4.4 | 20 | 2.006 | 0.167 |
| В целом для вида | 120 | 2.726 | 0.916 | 120 | 21.3 | 5.3 | 120 | 2.331 | 0.310 |
| | *Lythrum virgatum* | | | | | | | | |
| 8 VII | 20 | 1.480 | 0.608 | 20 | 17.0 | 3.2 | 20 | 1.600 | 0.191 |
| 20 VII | 20 | 1.304 | 0.361 | 20 | 18.0 | 3.4 | 20 | 1.554 | 0.199 |
| 27 VII | 20 | 1.701 | 0.453 | 20 | 20.9 | 3.9 | 20 | 1.606 | 0.153 |
| 29 VII | 20 | 1.694 | 0.404 | 20 | 19.9 | 2.8 | 20 | 1.701 | 0.185 |
| 4 VIII | 20 | 1.321 | 0.333 | 20 | 22.4 | 3.4 | 20 | 1.665 | 0.145 |
| 7 VIII | 20 | 1.090 | 0.260 | 20 | 25.2 | 3.3 | 20 | 1.620 | 0.120 |
| В целом для вида | 120 | 1.432 | 0.464 | 120 | 20.6 | 4.3 | 120 | 1.624 | 0.171 |
| | *Sanguisorba officinalis* | | | | | | | | |
| 8 VII | 20 | 2.446 | 0.621 | 20 | 8.6 | 3.9 | 20 | 2.139 | 0.219 |
| 20 VII | 20 | 1.542 | 0.463 | 20 | 5.3 | 4.2 | 20 | 1.714 | 0.110 |
| 27 VII | 20 | 2.031 | 0.690 | 20 | 13.4 | 4.1 | 20 | 1.724 | 0.335 |
| 29 VII | 20 | 2.096 | 0.679 | 20 | 11.4 | 5.0 | 20 | 1.744 | 0.104 |
| 4 VIII | 20 | 1.609 | 0.500 | 20 | 10.9 | 3.9 | 20 | 1.820 | 0.087 |
| 7 VIII | 20 | 0.942 | 0.170 | 20 | 14.1 | 3.5 | 20 | 1.644 | 0.112 |
| В целом для вида | 120 | 1.778 | 0.724 | 120 | 10.6 | 5.0 | 120 | 1.797 | 0.242 |

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

| Даты, 1997 г. | Показатели | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | ИТ, $г_{воды}/г_{сух. массы} \cdot ч$ | | | ДВН, % | | | СВ, $г_{воды}/г_{сух. массы}$ | | |
| | *n* | $\overline{X}$ | $S_x$ | *n* | $\overline{X}$ | $S_x$ | *n* | $\overline{X}$ | $S_x$ |
| | *Tanacetum vulgare* | | | | | | | | |
| 8 VII | 20 | 3.568 | 0.774 | 20 | 14.2 | 3.1 | 20 | 2.572 | 0.250 |
| 20 VII | 20 | 2.501 | 0.536 | 20 | 9.8 | 3.1 | 20 | 2.397 | 0.307 |
| 27 VII | 20 | 2.938 | 0.633 | 20 | 13.2 | 2.3 | 20 | 2.204 | 0.112 |
| 29 VII | 20 | 2.952 | 0.734 | 20 | 13.5 | 2.4 | 20 | 2.244 | 0.131 |
| 4 VIII | 20 | 2.319 | 0.573 | 20 | 16.1 | 2.8 | 20 | 2.193 | 0.160 |
| 7 VIII | 20 | 1.990 | 0.724 | 20 | 17.7 | 4.5 | 20 | 2.122 | 0.199 |
| В целом для вида | 120 | 2.711 | 0.831 | 120 | 14.1 | 3.9 | 120 | 2.289 | 0.252 |
| В целом для сообщества | 720 | 1.798 | 0.951 | 720 | 17.3 | 6.4 | 720 | 1.842 | 0.405 |

1.6 $г_{воды}/г_{сух. массы} \cdot ч$ за период наблюдений), тогда как у *Calamagrostis epigeios*, *Carex melanostachya* и *Lythrum virgatum* снижение было незначительным (на 0.4—0.5 $г_{воды}/г_{сух. массы} \cdot ч$).

Исследование динамики интенсивности транспирации в течение сезона с помощью множественного регрессионного анализа показало, что у ряда видов изменения данного элемента водного режима зависят только от запасов влаги в почве. *Carex melanostachya*, *Sanguisorba officinalis* и *Tanacetum vulgare* продемонстрировали очень высокую степень сопряженности скорости испарения воды от влагообеспеченности экотопа (коэффициенты детерминации находились в диапазоне 0.916—0.935). Для *Lythrum virgatum* выявлена не столь тесная, но достаточно высокая связь ($r_2 = 0.678$) между скоростью испарения воды и влажностью почвы.

Интенсивность транспирации *Calamagrostis epigeios* связана с дефицитом водного насыщения в листьях и влажностью почвы ($R^2 = 0.972$). Однако в этом случае вес влияния влажности почвы на результирующий признак (12.5 %) несравненно меньше, чем у первых 4 видов (в случае простой парной зависимости вес влияния численно равен коэффициенту детерминации). Подавляющую долю вариации скорости испарения воды (84.7 %) определяет дефицит водного насыщения в листьях *Calamagrostis epigeios*. Это может быть связано с тем, что шарнирные клетки реагируют на увеличение недостатка воды и начинают сворачивать листья, сокращая транспирирующую поверхность.

*Galium ruthenicum* показал высокую степень зависимости интенсивности транспирации от оводненности листьев (вес влияния составил 71.2 %) и заметно меньшую (27.1 %) от влажности почвы ($R^2 = 0.983$).

Таким образом, видно, что *Carex melanostachya*, *Sanguisorba officinalis* и *Tanacetum vulgare* непосредственно и быстро реагируют на изменения запасов почвенной влаги в течение сезона, что, возможно, связано прежде всего с отсутствием или слабой выраженностью регуляции испарения воды растениями этих видов. У *Lythrum virgatum* такая регуляция, по-видимому, имеется. Однако не удалось выявить связей, указывающих на ее характер. Что касается *Calamagrostis epigeios* и *Galium ruthenicum*, то скорость испарения воды у них определяется влажностью почвы опосредованно — через изменения оводненности или дефицита водного насыщения в листьях. Это может указывать на то, что этим видам свойственна достаточно высокая степень структурной и/или функциональной регуляции водообмена.

Дефицит водного насыщения. Средний уровень дефицита водного насыщения у растений разнотравно-осокового сообщества с *Sanguisorba officinalis* был не очень высок и составлял в среднем 17.3 % (табл. 2). Здесь можно выделить 2 группы растений: со сравнительно низким дефицитом (меньше 20 % — *Calamagrostis epigeios*, *Sanguisorba officinalis* и *Tanacetum vulgare*) и соответственно с более высоким (больше 20 % — *Carex melanostachya*, *Galium ruthenicum* и *Lythrum virgatum*).

Для *Carex melanostachya*, *Sanguisorba officinalis* и *Tanacetum vulgare* не обнаружено связей дефицита водного насыщения с внешними или внутренними факторами. Это нашло отражение в низком значении индексов сложности организации водного режима у этих 3 видов, которые, как уже было отмечено выше, имеют довольно слабо выраженную способность к функциональной регуляции своего водного режима в данных экологических условиях.

*Calamagrostis epigeios*, *Galium ruthenicum* и *Lythrum virgatum* проявили высокую степень зависимости флюктуаций дефицита водного насыщения от внешних или внутренних факторов. Водный дефицит *Calamagrostis epigeios* связан с оводненностью листьев ($R^2 = 0.717$), *Galium ruthenicum* и *Lythrum virgatum* — с влажностью почвы (соответствующие коэффициенты детерминации равны 0.751 и 0.816).

Содержание воды в листьях растений разнотравно-осокового сообщества с *Sanguisorba officinalis* в среднем находилось на очень высоком уровне и было равно 1.842 $г_{воды}/г_{сух.\ массы}$ (табл. 2). Наиболее высокое содержание воды наблюдалось в листьях растений, имеющих наибольшую интенсивность транспирации (*Galium ruthenicum*, *Tanacetum vulgare* и отчасти *Sanguisorba officinalis*). Видимо именно поэтому эти виды при некотором усилении почвенной засухи в конце вегетации потеряли наибольшее количество (0.48—0.50 $г_{воды}/г_{сух.\ массы}$ за период наблюдений) воды по сравнению с другими видами (0—0.2 $г_{воды}/г_{сух.\ массы}$).

Анализ флюктуаций оводненности листьев в течение сезона показал, что у одних видов они реализуются в связи с динамикой интенсивности транспирации (*Calamagrostis epigeios*, *Galium ruthenicum*, *Sanguisorba officinalis*: соответствующие коэффициенты детерминации равны 0.706, 0.895 и 0.681). Динамика содержания воды в листьях *Lythrum virgatum* связана с динамикой дефицита влажности воздуха (0.759), а *Tanacetum vulgare* — с изменениями влажности почвы (0.624). Для *Carex melanostachya* не удалось обнаружить статистически значимых связей с какими-либо из внешних или внутренних факторов.

Экологическое сходство видов данного сообщества по совокупности элементов водного режима оценивали по формуле, приведенной в монографии П. Джиллера (1988). В результате была построена матрица (табл. 1), в которой отражены индексы экологического сходства, как между отдельными видами сообщества, так и каждого вида с остальными.

Из этой таблицы видно, что изученные в данном сообществе виды достаточно резко разделяются на 2 группы. Первую группу составили *Carex melanostachya*, *Calamagrostis epigeios* и *Lythrum virgatum*. Вторую — *Sanguisorba officinalis*, *Galium ruthenicum* и *Tanacetum vulgare*. В этой таблице виды ранжированы по возрастанию величины $\overline{P}$ (табл. 1). По определению (см. уравнение из монографии П. Джиллера в разделе «Материал и методика») те из них, которые расположены в верхней части матрицы, характеризуются наименьшими значениями интенсивности транспирации и оводненности (и показателями их варьирования) и наибольшими значениями (и показателями варьирования) дефицита водного насыщения. Виды с противоположными свойствами водного режима занимают нижнюю часть матрицы. Сочетание первой группы свойств характерно для более ксерофитных видов, сочетание последней группы характерно для более мезофитных растений. Другими словами, в верхней части матрицы расположены относительно более ксерофитные виды, а в нижней — относительно более мезофитные по совокупности показателей водного обмена растений (подчеркнем относительность определения ксерофитности и мезофитности: в данном контексте мы пока не придаем тот или иной статус рассматриваемым видам). Это подтверждается высокой степенью коррелированности $\overline{P}$ и индексов склероморфности (рис. 1; $r = 0.893$): виды с большими значениями $\overline{P}$ имеют меньшие индексы склероморфности и наоборот. Кроме того, заслуживает внимания факт

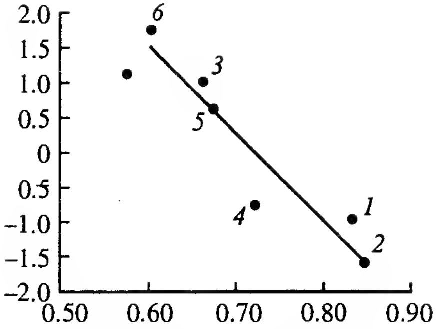


Рис. 1. Корреляция между индексами склероморфности и средними индексами экологического сходства $\overline{P}$.

Виды: *1* — *Calamagrostis epigeios*, *2* — *Carex melanostachya*, *3* — *Galium ruthenicum*, *4* — *Lythrum virgatum*, *5* — *Sanguisorba officinalis*, *6* — *Tanacetum vulgare*. По оси абсцисс — индексы склероморфности; по оси ординат — индексы экологического сходства $\overline{P}$.

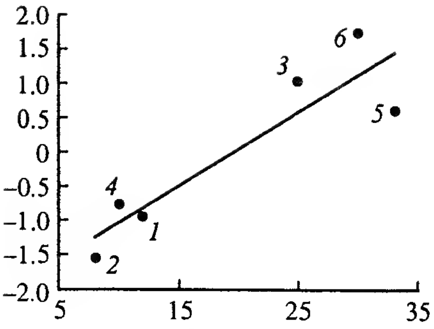


Рис. 2. Корреляция между проективным покрытием и средними индексами экологического сходства $\overline{P}$.

Виды *1*—*6* те же, что и на рис. 1. По оси абсцисс — проективное покрытие; по оси ординат — индексы экологического сходства $\overline{P}$.

тесной статистической связи проективного покрытия видов и $\overline{P}$ (рис. 2; $r^2 = 0.829$). Из этого следует, что наибольшее проективное покрытие имеют наиболее мезофитные виды.

Известно, что *Calamagrostis epigeios*, *Carex melanostachya* и *Lythrum virgatum* обычно произрастают в более увлажненных экотопах: на песчаных откосах водоемов или на лугах с избыточным увлажнением. В обоих случаях растения этих видов могут периодически испытывать заметный водный стресс в результате очень низкого или, напротив, очень высокого стояния грунтовых вод. Это и могло придать этим видам относительно более ксерофитные функциональные черты по сравнению с видами второй группы. В противном случае придется признать, что, составляя заметную часть травостоя данного сообщества, виды первой группы развили эти черты в большей степени, чем более свойственные данному экотопу *Sanguisorba officinalis*, *Galium ruthenicum* и *Tanacetum vulgare*. В результате мы имеем достаточно уникальную ситуацию, когда в сообществе, произрастающем в средней части градиента влажности почвы, доминируют относительно более мезофитные по своим функциональным свойствам виды. Это может быть следствием более высокой конкурентоспособности *Sanguisorba officinalis*, *Galium ruthenicum* и *Tanacetum vulgare* по сравнению с *Carex melanostachya*, *Calamagrostis epigeios* и *Lythrum virgatum*.

ТАБЛИЦА 3

Парциальный объем тканей и клеток, индексы склероморфности, суккулентности и ксероморфности видов разнотравно-осокового сообщества с *Sanguisorba officinalis*

| Виды | Парциальный объем | | | | | Индексы | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | кутикула | эпидермис | мезофилл | проводящие ткани | межклетники | склероморфности | суккулентности | ксероморфности |
| *Calamagrostis epigeios* | 1.5 | 5.3 | 52.8 | 8.6 | 16.8 | 0.83 | 0.15 | 12.2 |
| *Carex melanostachya* | 0.9 | 5.3 | 36.4 | 14.5 | 15.5 | 0.85 | 0.15 | 12.9 |
| *Galium ruthenicum* | 1.6 | 6.6 | 47.6 | 10.6 | 33.6 | 0.66 | 0.07 | 4.4 |
| *Lythrum virgatum* | 0.6 | 7.3 | 54.3 | 10.0 | 27.8 | 0.72 | 0.07 | 5.3 |
| *Sanguisorba officinalis* | 1.6 | 9.0 | 47.2 | 9.8 | 32.4 | 0.68 | 0.09 | 6.1 |
| *Tanacetum vulgare* | 1.0 | 3.8 | 44.6 | 10.9 | 39.7 | 0.60 | 0.04 | 2.3 |

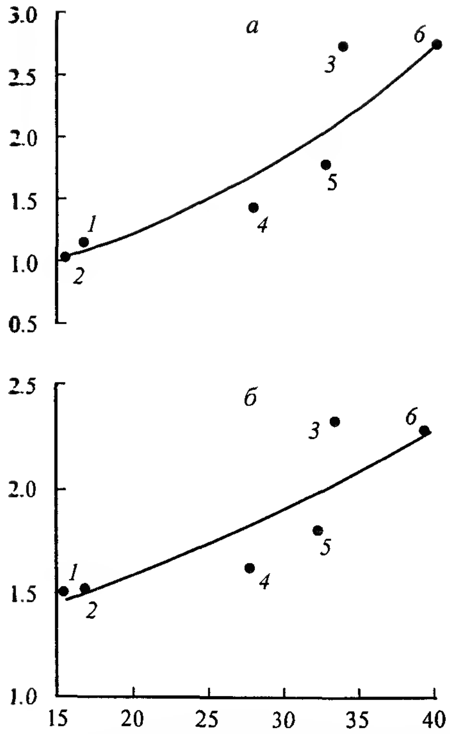


Рис. 3. Корреляция между парциальным объемом межклетников и показателями водного режима растений.

Виды 1—6 те же, что и на рис. 1. По оси абсцисс — парциальный объем межклетников (%) в листьях растений; по осям ординат: *а* — интенсивность транспирации ($г_{воды}/г_{сух. массы} \cdot ч$); *б* — содержание воды в листьях ($г_{воды}/г_{сух. массы}$).

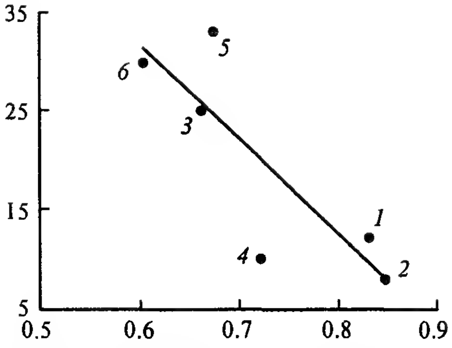


Рис. 4. Корреляция между индексами склероморфности и проективным покрытием видов.

Виды 1—6 те же, что и на рис. 1. По оси абсцисс — индексы склероморфности; по оси ординат — проективное покрытие, %.

Морфолого-анатомическая характеристика. Согласно геоботаническому описанию и литературным данным изученные виды разнотравно-осокового сообщества с *Sanguisorba officinalis* по их экологической принадлежности классифицируются следующим образом: *Carex melanostachya*, *Lythrum virgatum* и *Sanguisorba officinalis* — мезофиты, *Galium ruthenicum* и *Tanacetum vulgare* — мезоксерофиты, *Calamagrostis epigeios* — ксеромезофит. Однако уже из анализа водного режима растений этих видов можно заметить несоответствие их функциональных свойств этой классификации. Морфолого-анатомический анализ (в совокупности с функциональным) должен помочь составить более адекватное реальности представление о положении этих видов в экологическом ряду.

*Lythrum virgatum*, *Sanguisorba officinalis* — многолетние травянистые растения с довольно крупными мезоморфными листьями, которые имеют дорзивентральное строение с 1—2-слойной палисадной паренхимой. Клетки довольно крупные, вытянутой формы. Губчатая паренхима рыхлая, изодиаметрическая с относительно крупными межклетниками. Клетки верхней эпидермы значительно крупнее, чем нижней. Устьица некрупные, расположены с нижней стороны листа. Листья имеют довольно тонкую кутикулу. Количественные соотношения тканей листа приведены в табл. 3.

*Carex melanostachya* — многолетник с линейными, довольно узкими листьями, состоящими из пластинки и влагалища. Мезофилл гомогенный с очень слабо выраженным слоем палисадных клеток. Клетки мезофилла расположены относительно рыхло, имеются воздушные полости. Верхние клетки эпидермы заметно крупнее

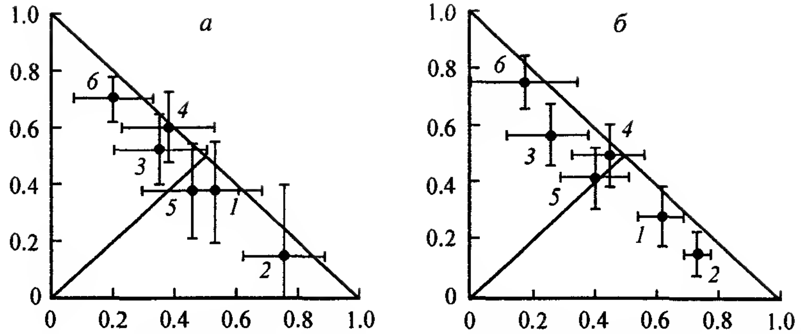


Рис. 5. Положение видов в поле отличий по показателям анатомического строения видов и водного режима растений.

Виды 1—6 те же, что и на рис. 1. По осям абсцисс — коэффициенты отношений со знаком «–»; по осям ординат — коэффициенты отношений со знаком «+». *а* — совокупность анатомических признаков, *б* — анатомические признаки и водный режим.

нижних. Тяжи механических тканей представлены сверху и снизу проводящих пучков.

*Galium ruthenicum* и *Tanacetum vulgare* — многолетние травянистые растения. У *Tanacetum vulgare* листья перистые с линейными зубчатыми долями. У *Galium ruthenicum* листья с листовидными прилистниками линейные, нитевидные по 8—10 в мутовке. Характерным анатомическим признаком этих растений является довольно рыхлый мезофилл, изолатеральный у *Tanacetum vulgare* и дорзивентральный с признаками изолатеральности у центрального пучка у *Galium ruthenicum*. Палисадная паренхима 1—2-слойная, клетки некрупные, вытянутой формы. Клетки верхней и нижней эпидермы у *Tanacetum vulgare* одинаковые, а у *Galium ruthenicum* верхние крупнее нижних, с нижней стороны листа присутствуют волоски. У *Tanacetum vulgare* довольно крупные подустьичные полости.

*Calamagrostis epigeios* — многолетнее травянистое растение с линейными, довольно широкими листьями. Мезофилл гомогенный, довольно рыхлый. Тяжи механической ткани находятся с верхней и нижней сторон пучка; имеются довольно крупные моторные клетки. Клетки верхней и нижней эпидермы одинаковы по размеру. Устьица некрупные.

Анализируя корреляции между парциальным объемом тканей и показателями водного режима, можно отметить, что у видов с большим объемом межклетников наблюдаются более высокие значения интенсивности транспирации и содержания воды в листьях (коэффициенты множественной детерминации равны соответственно 0.882 и 0.781; рис. 3). Эти же растения (с менее склероморфной структурой листьев) имеют большее проективное покрытие в данных условиях произрастания ($r^2 = 0.722$; рис. 4), что совпадает с результатами, полученными при анализе экологического сходства видов (рис. 2).

Сравнение же видов по всей совокупности исследованных анатомических признаков с помощью метода системного синтеза пространственных и функциональных данных (Стефанов, 1974) показывает, что все виды (за исключением *Carex melanostachya*) образуют достаточно компактную группу (рис. 5, *а*). Совместный анализ анатомических признаков и данных по водному режиму растений (рис. 5, *б*) показывает близкие результаты. Однако можно заметить, что *Calamagrostis epigeios* переместился в нижнюю часть поля отличий и приблизился к *Carex melanostachya*. В этой части поля отличий располагаются виды с более ксероморфными признаками. В верхней части поля отличий остались относительно более мезоморфные растения: *Tanacetum vulgare*, *Galium ruthenicum*, *Lythrum virgatum* и *Sanguisorba officinalis*. Поэтому мы склонны считать, что последние 4 вида являются в данных условиях произрастания мезофитами, а *Calamagrostis epigeios* и *Carex melanostachya* — ксеромезофитами.

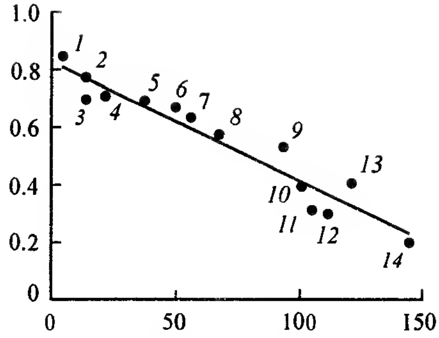


Рис. 6. Связь между запасами влаги в почве и сложностью организации водного режима растений.

По оси абсцисс — запас влаги в слое почвы 0—30 см, мм; средние индексы сложности организации водного режима растений для сообществ: *1* — разнотравно-днепровскоковыльного (пойма р. Хопёр, Воронежская обл.), *2* — ковыльково-луково-баглурового (контроль) (Заалтайская Гоби, Монголия), *3* — псаммофитно-степного злакового (пойма р. Хопёр), *4* — ковыльково-луково-баглурового (полив) (Заалтайская Гоби, Монголия), *5* — твердоосочково-змеевкового (пойма р. Орхон, Монголия), *6* — ковыльно-разнотравно-вострецового (сомон Туменцогт, восточная Монголия); *7* — разнотравно-осокового с *Sanguisorba officinalis* (пойма р. Хопёр), *8* — крупноразнотравного (пойма р. Хопёр), *9* — крупноразнотравного с *Carex vulpina* (пойма р. Хопёр), *10* — злаково-осокового (пойма р. Орхон), *11* — осоково-разнотравно-злакового (пойма р. Орхон), *12* — крупноразнотравно-дернистоосокового (пойма р. Хопёр), *13* — злаково-богаторазнотравного (пойма р. Орхон), *14* — остроосокового (пойма р. Хопёр).

## Обсуждение

Очевидно, что средний уровень любого элемента водного режима для каждого вида определяется как внешними факторами (прежде всего запасами доступной почвенной влаги), так и его морфологическими, анатомическими и физиологическими особенностями (рис. 6). Глубина и объем корневой системы, структура ассимиляционного аппарата, тип проводящей системы, способность к функциональной регуляции водного режима (соотношение различных элементов функционирования) — все эти и другие свойства растений определяют конкретное количественное выражение параметров водообмена, другими словами — их конституционный уровень. Оценками конституционных уровней элементов водного режима являются оценки их средних значений за достаточно продолжительный период времени (при увеличении количества наблюдений эти оценки точнее описывают средние значения). Сезонные колебания показателей водообмена возле этого конституционного уровня могут быть описаны более простыми связями, поскольку определяются (в большинстве случаев) быстрыми изменениями влажности воздуха и почвы и (или), опосредованно, изменениями других составляющих водного режима растений. Влияние на эту динамику онтогенетических структурно-морфологических изменений, как несравненно более медленных и имеющих вполне определенный вектор, должно быть пренебрежительно мало.

Поэтому можно сказать, что если (1) конституционный уровень какого-либо показателя водного режима интегрирует ответ растения как целого на сложившуюся экотопическую и ценотическую обстановку, то (2) флюктуации возле этого уровня связаны прежде всего с потенциальными возможностями растения приводить в соответствие в динамикой факторов среды свою динамику функционирования. В первом случае связи сложны и многообразны и часто с трудом поддаются интерпретации на небольшом (в пределах экотопа) градиенте факторов среды. Во втором случае можно выявить непосредственную зависимость показателя функционирования от факторов среды или его связь с другими элементами водообмена, что может свидетельствовать о степени выраженности регуляторных процессов, приводящих к образованию обратных связей между этими элементами.

Это можно сделать, исследуя коэффициенты детерминации между элементами водного режима растений. Коэффициенты детерминации не имеют самодовлеющего значения, а важны для выявления сложности организации водного режима растений. Термину «сложность» в нашем понимании семантически наиболее близок термин «комплексность».

Сложность организации водного режима какого-либо вида травянистого растения рассчитывается нами как средний коэффициент детерминации для всех обнаруженных связей между элементами водного режима этого вида, а также между этими элементами и факторами среды (Шереметьев, Жаргалсайхан, 1990).

Из определения видно, что этот показатель может изменяться от 0 до 1, хотя совершенно очевидно, нельзя ожидать достижения его верхней границы. По мере приближения к ней мы будем наблюдать усиление организованности водообмена за счет возникновения и развития связей между его элементами. Чем сильнее выражены эти связи и чем большее число элементов они объединяют, тем более сложно (комплексно) организована система водообмена.

Поскольку растение функционирует как единое целое и процессы водообмена, фотосинтеза и дыхания протекают взаимосвязано, можно сказать, что организованность водообмена является отражением организованности функционирования целого растения. Эта организованность развивается за счет возникновения отрицательных или положительных обратных связей между элементами системы. Поэтому часто невозможно выделить ведущий или ведомый элемент в такой системе: наличие обратных связей подразумевает взаимное угнетение или усиление взаимодействующих элементов.

Когда индекс сложности организации водного режима приближается или равен нулю, то мы имеем дело с полностью автономной реализацией каждого элемента функционирования: эта реализация задается только конституционными свойствами растений. Система функционирования если и существует, то только потенциально, поскольку существует структурная основа для ее развития. О системе водообмена можно говорить только тогда, когда различные его элементы составляют комплекс, поддерживаемый взаимосвязями между ними. В противном случае, несмотря на массо- и энергообмен между различными структурными единицами или метаболическими компартментами растения, система водообмена отсутствует, поскольку отсутствует комплексное взаимодействие между его элементами. Опыт показывает, что такая ситуация характерна для гумидной части градиента влажности почвы (в луговых фитоценозах).

При постепенном продвижении в аридную часть градиента можно наблюдать увеличение организованности водообмена растений за счет развития отрицательных обратных связей между его элементами, стабилизирующих функционирование и минимизирующих потери воды на испарение. Причины более тесной взаимозависимости элементов водного режима в условиях существенного ограничения ресурсов почвенной влаги следует искать, по всей видимости, как в структурных особенностях растений, так и в изменениях термодинамических показателей воды в них: несмотря на то что при водном стрессе депрессия химического потенциала воды углубляется, а ее активность[1] снижается, коэффициент активности воды[2] увеличивается за счет более быстрого снижения концентрации воды в растении по сравнению с ее активностью. Создается впечатление, что в условиях водного стресса растениям энергетически выгодно быстрое формирование водного дефицита, опережающее уменьшение активности воды. В этом случае развитие положительных обратных связей может способствовать увеличению коэффициента активности воды за счет быстрого увеличения дефицита водного насыщения.

---

[1] Активность воды $\alpha_w$ — это концентрация воды в системе, учитывающая влияние всех ее компонентов («скорректированная» концентрация или термодинамически эффективная). Под системой понимается раствор каких-либо веществ, растительная клетка, лист или целое растение (Nobel, 1991). Для неидеальных растворов $\alpha_w = \gamma_w N_w$, где $\gamma_w$ — коэффициент активности воды, $N_w$ — молярная доля воды. Активность воды используется для определения химического потенциала системы: $\mu_w - \mu_w^0 = RT \ln \alpha_w$, где $\mu_w$, $\mu_w^0$ — химические потенциалы раствора и чистой воды соответственно, $R$ — универсальная газовая постоянная, $T$ — абсолютная температура (см., например, Слейчер, 1970, Nobel, 1991). Активность чистой воды равна 1 (химический потенциал чистой воды равен нулю). Эта величина безразмерная. Чем меньше активность воды в системе, тем ниже будет химический потенциал этой системы.

[2] Для неидеальных растворов коэффициент активности воды равен отношению активности воды к молярной доле воды в растворе: $\gamma_w = \alpha_w / N_w$.

Очевидно, что не все растения способны к такой функциональной регуляции своего водного режима. В данном сообществе минимальный индекс сложности организации водного режима наблюдали у *Carex melanostachya* (0.329). Средние оценки этого индекса были отмечены у *Sanguisorba officinalis* и *Tanacetum vulgare* (0.532 и 0.520 соответственно), а максимальные — у *Calamagrostis epigeios*, *Galium ruthenicum* и *Lythrum virgatum* (0.826, 0.872 и 0.756).

Слабо выраженная способность к функциональной регуляции может компенсироваться структурными приспособлениями к снижению потерь воды растениями при недостатке ее в почве, как у *Carex melanostachya* в данном сообществе. Растения этого вида могут эффективно сокращать транспирирующую поверхность, достаточно плотно смыкая половинки листьев. Возможны варианты сочетания структурной и функциональной регуляции, как у *Calamagrostis epigeios*, листья которого скручиваются при усилении засухи.

Однако в целом хорошо прослеживается закономерность увеличения сложности организации водного режима растений при продвижении из гумидной в аридную часть градиента влажности почвы. В уточненном виде она описывается простым уравнением:

$$Y = a + bX,$$

где $Y$ — индекс сложности организации водного режима, $X$ — запас влаги в слое почвы 0—30 см (мм), $a = 0.831$, $b = -0.0041$. Коэффициент детерминации (квадрат коэффициента корреляции) равен 0.919 (рис. 2). Наблюдения, проведенные в 14 растительных сообществах, подтвердили разработанную нами ранее концепцию усложнения организованности водообмена при продвижении из гумидной в аридную часть градиента влажности почвы. Это, по нашему мнению, отражает фундаментальные закономерности функционирования растений, позволяющие им активно приспосабливаться к более сложным условиям произрастания.

## Благодарности

Работа получила финансовую поддержку Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 98-04-49814).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Гамалей Ю. В., Шийрэвдамба Ц.* Структурные типы пустынных растений // Пустыни Заалтайской Гоби. Характеристика растений-доминантов. Л., 1988. С. 45—66.

*Губанов И. А., Киселева К. В., Новиков В. С., Тихомиров В. Н.* Луговые травянистые растения. Биология и охрана: Справочник. М., 1990. 183 с.

*Джиллер П.* Структура сообществ и экологическая ниша. М., 1988. 184 с.

*Добровольский Г. В., Шеремет Б. В., Афанасьева Т. В., Палечек Л. А.* Почвы. Энциклопедия природы России. М., 1998. 368 с.

*Куркин К. А.* Опыт экологической классификации растительности пойменных лугов // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 12. С. 1605—1616.

*Слейчер Р.* Водный режим растений. М., 1970. 366 с.

*Стефанов С. Б.* Морфокинетический синтез отношений пространственных и функциональных данных // Биофизика. 1974. Т. 19. № 5. С. 884—887.

*Титов Ю. В., Печенюк Е. В.* Динамика травяной растительности поймы реки Хопёр. Л., 1990. 140 с.

*Убугунова В. И.* Экологические условия формирования речных пойм Монголии и их свойств // Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Иркутск, 1999. 46 с.

*Шереметьев С. Н.* Экология водного режима пустынных, степных и луговых растений Монголии // Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1991. 33 с.

*Шереметьев С. Н., Жаргалсайхан Л.* Экология водного режима степных растений Монголии. Л., 1990. 110 с.

*Шереметьев С. Н., Филатова Н. И., Ч*[illegible] *Е., Нескрябина Е. С.* Функционально-структурная организация некоторых рас[illegible]-дернистоосокового сообщества поймы реки Хопёр (Воронежская об[illegible]урн. 1997. Т. 82. № 8. С. 63—76.

*Nobel P. S.* Physicochemical and environmental plant physiology. 1991. Academic Press. 635 p.

## SUMMARY

A complex research of dominants in the herb-Carex melanostachya community on a true meadow site of the Khoper river floodplain (Khoper State Natural Reserve, Voronezh Region) is made. The following species have been studied: *Calamagrostis epigeios*, *Carex melanostachya*, *Galium ruthenicum*, *Lythrum virgatum*, *Sanguisorba officinalis* and *Tanacetum vulgare*. Diurnal and seasonal dynamics of the transpiration rate, water saturation deficit, leaf water content have been investigated in details. The following structural characteristics of plants are defined: the specific leaves superficial densities, scleromorphy indexes, succulence and xeromorphy. The methods of a multy-dimensional statistic analysis investigate connections between plants functioning indexes. The matrix of ecological likeness is constructed. The problems of complexity in the organization of water relations in plants are considered. The work is supported by the Russian Foundation of Fundamental Researches, grant N 98-04-49814.

# СООБЩЕНИЯ

УДК 574.583(28) : 581 + 574.587(28) : 59

© В. А. Елизарова

## ЗООПЛАНКТОН КАК ФАКТОР СКОРОСТИ РОСТА ФИТОПЛАНКТОНА В МЕЗОТРОФНОМ ВОДОЕМЕ

V. A. YELIZAROVA. ZOOPLANKTON AS A FACTOR OF PHYTOPLANKTON GROWTH RATE IN A MESOTROPHIC RESERVOIR

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок Ярославской обл., Некоузский р-н
Поступила 20.07.1999

Экспериментами in situ с природной водой установлено, что в мезотрофном Рыбинском водохранилище зоопланктон существенно (в пределах 50 %) влияет на скорость роста фитопланктона весной и ранним летом. Характер взаимодействия зависит от размера животных и таксономической принадлежности планктонных водорослей.

Ключевые слова: фитопланктон, скорость роста, *Bacillariophyta*, *Cyanophyta*, *Chlorophyta*, зоопланктон.

Важнейшая гидробиологическая проблема — многогранные взаимоотношения зоо- и фитопланктона. Зоопланктон как фактор скорости роста фитопланктона в природных условиях количественно фактически не изучен. Цель настоящего исследования — оценить влияние зоопланктона на скорость роста планктонного альгоценоза в мезотрофном Рыбинском водохранилище.

### Материал и методика

В мае—августе 1989 г. выполнено 5 экспериментов in situ с природной водой из поверхностного слоя глубоководной стандартной станции № 1 в Волжском плёсе. Влияние зоопланктона на скорость роста фитопланктона, отдельных групп и видов водорослей оценивали по ее изменению при устранении животных (Porter, 1972): снижение служило свидетельством положительного, стимулирующего влияния животных, повышение — отрицательного, угнетающего.

Крупных животных удаляли фильтрацией воды через капроновое сито № 38 (опыт I), а почти весь зоопланктон — через сито № 67 (опыт II). Естественная вода служила контролем. Эксперименты проводили в прозрачных плексигласовых цилиндрах объемом 1.5 л, в торцы которых вмонтированы мембранные фильтры с порами около 1 мкм в диам. Заполненные цилиндры (6 шт., 3 из которых — для анализа зоопланктона) экспонировали 1 сут на глубине 25 см в прибрежье Волжского плёса с высокой волновой активностью.

Скорость роста фитопланктона, выражаемую числом удвоений клеток в сут (удв/сут), вычисляли по методике, изложенной ранее (Елизарова, 1981). Статистической достоверности в определении численности фитопланктона достигали набором около 400 клеток, у отдельных видов — не менее 100 клеток (Методика..., 1975) в камере типа Учинская объемом 0.01 мл. В расчет средней численности принимали повторности, различающиеся в пределах 25 %. Разницу между скоростью роста водорослей в контроле и опыте считали существенной, если она составляла не менее 30 %. В настоящей работе интерпретируются только такие результаты.

Альгологический анализ сопровождали определением хлорофилла, продуктов его распада — феопигментов (Lorenzen, Jeffrey, 1980) и учетом зоопланктона.

## Результаты и их обсуждение

В середине мая в фитопланктоне почти безраздельно господствовали диатомовые (табл. 1) с монодоминантом (60 % общей численности) *Stephanodiscus hantzschii* Grun. Облик зоопланктона определяли мелкие животные — коловратки (более 90 % общей численности), главным образом Brachionus calyciflorus Pall. (около 60 % общей численности). Крупные рачки (дафнии, босмины, диаптомусы) встречались единично.

Несмотря на то что крупные рачки в контроле погибли (возможно, из-за недостатка кислорода), скорость роста альгоценоза и группы диатомовых в опыте I была значительно ниже, чем в контроле (рис. 1). Это свидетельствует о стимулирующем эффекте крупных представителей зооплана в условиях водоема. Ими могли быть входящие в состав майского планктона Волжского плёса инфузории Stokesia vernalis (Wang) Wenzich, Bursella spumosa Schmidt, Paradileptus elephantinus Svec., достигающие размера 120—240 мкм (Мамаева, 1979). Стимулирующее действие макрозоопланктона обнаружено также в июне и августе. Как и в мае, стимулировался рост группы диатомовых (рис. 1), резко преобладающей по биомассе (табл. 1). Активизация размножения водорослей зоопланктоном обусловлена наличием в метаболитах животных лимитирующих биогенных элементов. В Волжском плёсе в мае, и особенно в июне, развитие диатомовых лимитирует фосфор, а в августе — железо (Елизарова, 1989; Елизарова, Королева, 1990). Экскреция фосфора зоопланктоном в дополнение к действию фосфатазы рассматривается как главный механизм регенерации этого элемента. Животные увеличивают также доступность для водорослей железа, растворяя его в процессе пищеварения и экстрагируя хелаты.

Считается, что зоопланктон стимулирует рост водорослей, превышающих 25 мкм, и тормозит рост мелких одноклеточных форм (Lampert et al., 1986). Данные майского опыта свидетельствуют об активизации развития и нанопланктонных видов. *Stephanodiscus hantzschii* с клетками 6—19 мкм × 11—16 мкм в контроле рос со скоростью 0.44 удв/сут, а в опыте I — 0.27 удв/сут. Одновременно макрозоопланктон снижал скорость роста *S. hantzschii*, но этот эффект не был превалирующим. Такие случаи упоминаются в литературе (Bergquist, Carpenter, 1986). Замедление роста фитопланктона связано с выеданием активно растущих мелких водорослей зоопланктоном (Porter, 1977). В популяции *S. hantzschii* принципиальное значение имело выедание самых крупных клеток, 16 и 14 мкм в диам., поскольку у диатомовых крупные клетки — самые молодые и энергично делящиеся. В опыте I доля клеток стефанодискуса диам. 16 и 14 мкм превышала их долю в контроле (рис. 2). Все вышеупомянутые инфузории активно потребляют *S. hantzschii* (Мамаева, 1979). В водохранилище его используют также рачки (Семенова, 1974). Рост *S. hantzschii*, как оказалось, тормозит и микрозоопланктон, к тому же сильнее, чем крупные животные. В опыте II доля клеток *S. hantzschii* диам. 16 мкм увеличилась намного больше, чем в опыте I (рис. 2), а скорость роста сразу поднялась до 1.24 удв/сут. Возможно, она еще выше, поскольку в опыт II проникло около 20 % брахионусов, и там они размножились. Результатом увеличения в опыте II скорости роста *S. hantzschii* явилось удвоение скорости роста группы диатомовых и всего состава фитопланктона (рис. 1). В отсутствие микрозоопланктона увеличилось удельное содержание самых мелких, диам. 11 мкм, клеток *Stephanodiscus hantzschii*. Их выедание, надо полагать, не отразилось на воспроизводстве популяции, поскольку измельчавшие диатомеи фактически не делятся. *S. hantzschii* используют коловратки (Moustaka-Gouni, Tsekos, 1989), мелкая инфузория Tintinnidium fluviatile Stein, обильная в майском планктоне Волжского плёса (Мамаева, 1979).

### ТАБЛИЦА 1

Исходные значения численности (млн кл./л) и биомассы (мг/л) фитопланктона и хлорофилла «а» (мкг/л) в контроле (К) и опытах (I, II) в разных экспериментах

| Дата | Температура воды, °С | Общие численность и биомасса | | | Доля от общей численности и биомассы, % | | | | | | | | | Хлорофилл «а» | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | диатомовые | | | синезеленые | | | зеленые | | | | | |
| | | К | I | II | К | I | II | К | I | II | К | I | II | К | I | II |
| 15 V | 13.4 | $\frac{9.0}{12.8}$ | $\frac{13.7}{18.0}$ | $\frac{8.2}{10.0}$ | $\frac{88}{98}$ | $\frac{88}{98}$ | $\frac{87}{99}$ | — | — | — | $\frac{6}{1}$ | $\frac{4}{0.4}$ | $\frac{2}{0.3}$ | 21.7 | 22.0 | 22.4 |
| 12 VI | 19.4 | $\frac{9.5}{5.6}$ | $\frac{7.6}{5.2}$ | $\frac{6.2}{6.5}$ | $\frac{49}{80}$ | $\frac{57}{84}$ | $\frac{61}{84}$ | $\frac{40}{12}$ | $\frac{28}{6}$ | $\frac{22}{6}$ | $\frac{10}{7}$ | $\frac{14}{9}$ | $\frac{16}{5}$ | 11.9 | 11.3 | 12.4 |
| 10 VII | 19.8 | $\frac{12.4}{1.6}$ | $\frac{15.1}{0.8}$ | $\frac{17.8}{1.1}$ | $\frac{9}{26}$ | $\frac{6}{43}$ | $\frac{9}{50}$ | $\frac{62}{25}$ | $\frac{68}{12}$ | $\frac{78}{27}$ | $\frac{29}{42}$ | $\frac{26}{43}$ | $\frac{13}{20}$ | 7.1 | 8.4 | 7.6 |
| 24 VII | 20.0 | $\frac{8.6}{1.6}$ | $\frac{5.9}{1.0}$ | $\frac{6.8}{1.7}$ | $\frac{29}{63}$ | $\frac{35}{68}$ | $\frac{30}{70}$ | $\frac{64}{14}$ | $\frac{53}{10}$ | $\frac{58}{8}$ | $\frac{6}{5}$ | $\frac{11}{7}$ | $\frac{10}{4}$ | 10.4 | 9.1 | 9.1 |
| 14 VIII | 19.8 | $\frac{6.9}{4.3}$ | $\frac{7.8}{6.1}$ | $\frac{4.0}{3.0}$ | $\frac{70}{94}$ | $\frac{65}{98}$ | $\frac{86}{99}$ | $\frac{18}{0.4}$ | $\frac{26}{0.4}$ | $\frac{7}{0.01}$ | $\frac{12}{6}$ | $\frac{9}{2}$ | $\frac{7}{1}$ | 9.6 | 8.4 | 6.6 |

Примечание. Над чертой — численность, под чертой — биомасса; прочерк — отсутствие в планктоне.

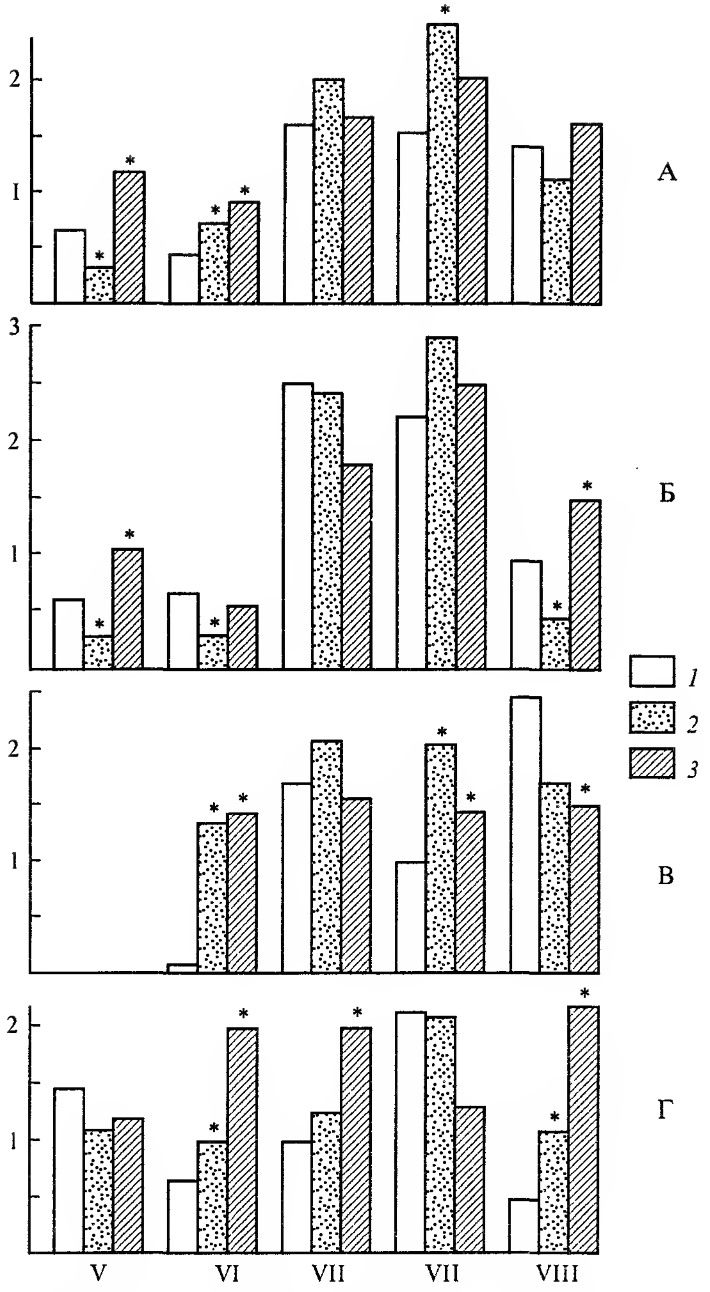


Рис. 1. Скорость роста водорослей в контроле и опытах в разных экспериментах.

*1* — контроль; *2* — опыт I; *3* — опыт II. А — альгоценоз; Б — диатомовые; В — синезеленые; Г — зеленые. По оси ординат — скорость роста, удв/сут; по оси абсцисс — месяцы. «*» — результаты, существенно отличающиеся от контрольных.

Отсутствие весной существенного влияния зоопланктона на скорость роста зеленых водорослей (рис. 1) объясняется их малочисленностью (табл. 1) и, следовательно, низкой вероятностью встречи с потребителями. Однако близкая к принятой нами за существенную разница между исследованным показателем в контроле и опыте (28 %) позволяет отметить стимулирующее действие на рост зеленых крупного

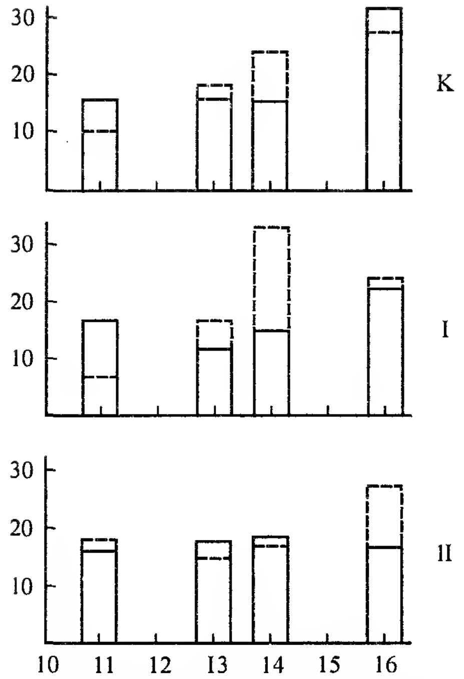


Рис. 2. Содержание клеток разного диаметра в весенней популяции *Stephanodiscus hantzschii* в контроле (К) и опытах (I и II) в начале и конце эксперимента.

В столбиках: сплошная линия — начало эксперимента, пунктир — конец эксперимента. По оси ординат — содержание клеток, %; по оси абсцисс — диаметр клеток, мкм.

зоопланктона. В мае эти водоросли еще острее, чем диатомовые, нуждаются в добавке фосфора (Елизарова, Королева, 1990).

Косвенно, но убедительно, на выедание майского фитопланктона указывают пигментные данные. Так, доля феопигментов увеличилась именно в контроле (табл. 2), где они содержатся в фекалиях животных, образуясь в процессе пищеварения (Currie, 1962). В обоих же опытах относительное содержание феопигментов даже снизилось, хотя там (особенно в опыте II) появился еще один источник — отмершие клетки диатомей, показателем чего служит увеличение отношения хлорофилл «с»/хлорофилл «а» (табл. 2). Снижение содержания дериватов хлорофилла вызвано фотоокислением, которое в контроле маскировалось их поступлением от животных.

В июне численность фитопланктона формировали крупные диатомеи и нитчатые формы синезеленых: *Stephanodiscus binderanus* (Kutz.) Krieg., *S. invisitatus* Hohn et Hellerman, *Aulacoseira granulata* (Ehr.) Sim., *A. subarctica* (O. Mull.) Haworth, *Asterionella formosa* Hass., *Diatoma tenuis* Ag., *Anabaena spiroides* Kleb., *A. scheremetievae* Elenk., *A. lemmermannii* P. Richt. Доля зеленых, в основном хлорококковых с наиболее часто встречающимся *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Breb., доходила до 10 % общей численности (табл. 1). Основную массу зоопланктона слагали ветвистоусые рачки Daphnia cucullata G. Sars., Bosmina longirostris (Mull.), Leptodora sp. и личинки веслоногих рачков.

В этот период отклик фитопланктона на устранение зоопланктона был положительным, свидетельствующим о негативном влиянии животных на рост альгоценоза в водоеме (рис. 1). Особенно остро на удаление крупных зоопланктеров реагировали синезеленые. Скорость роста анабенового комплекса в опыте I составила 1.29 удв/сут против 0.85 удв/сут в контроле. В обоих опытах в ощутимом количестве (20—30 % численности группы) появились микроскопические колонии *Merismopedia tenuissima* Lemm. и *Gomphosphaeria rosea* (Snow) Lemm., одиночные клетки *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk. Мелкоклеточные синезеленые растут в водохранилище

ТАБЛИЦА 2

Содержание феопигментов (фео, % от суммы с «чистым» хлорофиллом «а») и отношение хлорофилл «с»/хлорофилл «а» (с/а) в контроле и опытах в начале (над чертой) и в конце (под чертой) эксперимента

| Вариант | Показатели | 15—16 V | 12—13 VI | 10—11 VII | 24—25 VII | 14—15 VIII |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Контроль | фео | $\frac{28}{47}$ | $\frac{24}{33}$ | $\frac{42}{27}$ | $\frac{49}{55}$ | $\frac{40}{45}$ |
| | с/а | $\frac{0.11}{0.10}$ | $\frac{0.16}{0.16}$ | $\frac{0.18}{0.17}$ | $\frac{0.14}{0.16}$ | $\frac{0.16}{0.21}$ |
| Опыт I | фео | $\frac{38}{10}$ | $\frac{38}{28}$ | $\frac{30}{24}$ | $\frac{52}{45}$ | $\frac{52}{36}$ |
| | с/а | $\frac{0.11}{0.18}$ | $\frac{0.15}{0.17}$ | $\frac{0.19}{0.16}$ | $\frac{0.18}{0.17}$ | $\frac{0.22}{0.19}$ |
| Опыт II | фео | $\frac{25}{18}$ | $\frac{48}{23}$ | $\frac{32}{31}$ | $\frac{49}{52}$ | $\frac{44}{43}$ |
| | с/а | $\frac{0.12}{0.22}$ | $\frac{0.16}{0.11}$ | $\frac{0.29}{0.16}$ | $\frac{0.14}{0.24}$ | $\frac{0.21}{0.22}$ |
| Водоем | фео | $\frac{28}{32}$ | $\frac{24}{41}$ | $\frac{42}{30}$ | $\frac{67}{48}$ | $\frac{40}{36}$ |
| | с/а | $\frac{0.11}{0.06}$ | $\frac{0.16}{0.16}$ | $\frac{0.18}{0.17}$ | $\frac{0.18}{0.16}$ | $\frac{0.18}{0.12}$ |

очень быстро, давая до 4 удв/сут (Елизарова, 1986), поэтому их потребление может сильно снизить скорость роста всей группы и альгоценоза. Мерисмопедию потребляют коловратки из рода Keratella, а микроцистис — дафнии и многие инфузории (Мамаева, 1979; Bernardi et al., 1981; Siersen, 1990).

В водоеме в это время обильный зоопланктон может угнетать рост синезеленых не только потреблением быстрорастущих форм, а созданием неблагоприятных условий для вегетации: снижением освещенности, экскрецией аммония, который подавляет азотфиксацию (Bergquist, Carpenter, 1986; Burns, 1987), учитывая, что анабены — азотфиксаторы.

Зеленые реагировали тем сильнее, чем полнее удалялся зоопланктон: 0.73 удв/сут в опыте I, 1.44 удв/сут в опыте II против 0.32 удв/сут в контроле. В опытах появились мелкие клетки и колонии этих водорослей. О выедании молодых ценобиев *Scenedesmus quadricauda* свидетельствует снижение среднего объема его клетки в опыте I до 71.6 мкм$^3$, в опыте II — до 67.5, против 74.6 мкм$^3$ в контроле.

Характер изменения пигментных характеристик в июне был таким же, как и в мае (табл. 2). Однако доля феопигментов в контроле увеличилась всего на 9 %, тогда как в мае — на 19 %. Высокая интенсивность выедания фитопланктона весной связана с повышенной специфической скоростью образования феофорбида мелким коловраточным зоопланктоном (Carpenter, Bergquist, 1985).

Июльский фитопланктон изобиловал синезелеными (табл. 1). Ведущие позиции перешли к *Microcystis aeruginosa*, *M. pulverea* (Wood) Forti emend. Elenk., *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs. В начале месяца им сопутствовали разнообразные зеленые хлорококковые водоросли, в конце — диатомовые с доминантом (70 % численности группы) *Sceletonema potamos* (Weber) Hasle. Зоопланктон состоял преимущественно из веслоногих и ветвистоусых рачков: в начале месяца Chydorus sphaericus (Mull.), Limnosida frontosa G. Sars., Bosmina coregoni (Baird.), науплии веслоногие, копеподиты рода Cyclops, Mesocyclops leucarti Claus, в конце месяца Daphnia longispina Mull., D. cucullata, науплии веслоногие.

При массовом развитии мелкоклеточных синезеленых водорослей зоопланктон, как известно, сам подвержен их негативному воздействию. Результаты наших экспериментов также говорят об ограниченном влиянии зоопланктона на скорость роста фитопланктона в это время. В начале июля лишь мелкие животные угнетают развитие зеленых водорослей, судя по вспышке последних в опыте II. Микрозоопланктон выедает, например, молодые ценобии *Scenedesmus quadricauda*. В опыте II средний объем клетки этого вида резко уменьшился, с 82 до 27.5 мкм$^3$, тогда как в контроле — только с 71.6 до 65.9 мкм$^3$. Данные по феопигментам указывают на слабое выедание водорослей: в контроле доля феопигментов не увеличилась, а, как и в опытах, сократилась (табл. 2).

В конце июля, по результатам опыта, крупноразмерный зоопланктон тормозит скорость роста альгоценоза, но только за счет снижения численности синезеленых, главным образом *Aphanothece clathrata* W. et G. West, объем клетки которого составляет 1 мкм$^3$. В опыте I численность *Aphanothece clathrata* выросла в 12 раз, а в контроле — всего в 1.5 раза. Для *Microcystis aeruginosa* эти цифры составили соответственно 1.8 и 1.4 раза. Микрозоопланктон в это время стимулирует рост зеленых, который лимитируется фосфором (Елизарова, Королева, 1990).

В конце июля в планктоне в ощутимом количестве (11 % общей биомассы) развились динофитовые — гленодиниумы, клетки которых 3—30 мкм × 16—27 мкм, по размеру пригодны для потребления зоопланктоном. Как оказалось, развитие сообщества гленодиниумов тормозит макрозоопланктон, на что указывает более быстрый рост в опыте I — 0.85 удв/сут против 0.5 в контроле. Надо полагать, выедались мелкие, активно растущие виды из рода *Glenodinium*.

В июле зоопланктон существенно влияет на скорость роста некоторых диатомей. Так, макрозоопланктон тормозит рост *Stephanodiscus hantzschii* и *Aulacoseira granulata*, а микрозоопланктон отрицательно влияет на рост сообщества более мелких стефанодискусов и положительно — на рост *A. granulata*, что следует из приведенных далее данных по скорости роста (удв/сут) указанных водорослей:

| | Контроль | Опыт I | Опыт II |
|---|---|---|---|
| *Stephanodiscus hantzschii* | 2.1 | 3.5 | 3.1 |
| *S. triporus* Genkal et Kuzmin | 2.1 | 2.0 | 2.9 |
| *Aulacoseira granulata* | 1.5 | 2.3 | 0.2 |

В августе главенствующее положение в фитопланктоне снова заняли диатомовые (табл. 1). Доминировали *Aulacoseira islandica* (O. Mull.) Sim. (49 % общей численности) и *A. granulata* (12 %). Половину численности синезеленых формировал *Aphanothece clathrata*, остальную — в равной мере *Microcystis aeruginosa*, *Phormidium* sp., *Aphanizomenon flos-aquae*. Из зеленых численно выделялись *Scenedesmus quadricauda* и *Pediastrum* spsp. Облик зоопланктона определяли науплии, копеподитные стадии циклопов, Daphnia cucullata, D. longispina, Mesocyclops leucarti, M. oithonoides G. Sars., Eudiaptomus gracilis (G. Sars), Bosmina longispina, B. coregoni.

Этот период характеризуется отсутствием существенного влияния микрозоопланктона на скорость роста фитопланктона в целом и разнонаправленным влиянием его на скорость роста основных групп фитопланктона (рис. 1).

Развитие группы диатомовых мелкие животные угнетают, потребляя *Stephanodiscus triporus*, *S. hantzschii*, *Cyclotella atomus* Hust., поскольку эти водоросли появились только в опыте II. В обоих опытах быстрее росла (удв/сут) мелкоклеточная коротконитчатая *Sceletonema subsalsum*, имеющая весомую долю (11 %) в обилии диатомовых:

| | Контроль | Опыт I | Опыт II |
|---|---|---|---|
| *Sceletonema subsalsum* | 1.21 | 2.28 | 4.44 |
| *Aulacoseira islandica* | 1.01 | 0.26 | 1.14 |
| *A. granulata* | 0.83 | 0.15 | 0.50 |

Из этих же данных видно, что без макрозоопланктона слабо развивались крупные диатомеи *Aulacoseira islandica* и *A. granulata*, составляющие основу численности группы — соответственно 70 и 18 %.

Негативно и сильно зоопланктон, преимущественно мелкоразмерный, воздействует на скорость роста зеленых. В контроле скорость роста *Scenedesmus quadricauda* была отрицательной, в то время как в опыте I она составляла 0.38 удв/сут, а в опыте II — 1.37.

Положительно животные влияют на интенсивность роста группы синезеленых. В отсутствие мелкого зоопланктона исчезла *Merismopedia minina* G. Beck, имевшая немалую (267 тыс. кл./л) исходную численность. В контроле же численность этого вида достигла внушительной величины — 5 млн кл./л, хотя в исходном материале при заданной точности счета он даже не был обнаружен. *Microcystis aeruginosa* в контроле рос со скоростью 4.2 удв/сут, а в опыте I — 2.5. Можно полагать, что не фиксирующие атмосферного азота мерисмопедия и микроцистис получали этот элемент от зоопланктеров. Действительно, скорость роста способного к азотфиксации *Aphanizomenon flos-aquae* не изменилась в отсутствии зоопланктона. В водохранилище он не нуждается в добавке азота (Елизарова, Королева, 1990).

Таким образом, в мезотрофном Рыбинском водохранилище зоопланктон существенно влияет на скорость роста фитопланктонного сообщества весной и ранним летом, снижая ее вдвое. Весной, кроме того, крупноразмерные зоопланктеры стимулируют развитие альгоценоза. За исключением самого разгара лета, макрозоопланктон стимулирует рост крупных диатомей, а микрозоопланктон ингибирует развитие мелких диатомей. Пресс выедания сильно замедляет рост синезеленых, но не возбудителей «цветения» воды, а более мелких и малочисленных видов. Влияние зоопланктона на скорость роста зеленых водорослей однозначно отрицательное, угнетающее, наиболее отчетливо выраженное летом.

## Благодарности

Благодарю И. К. Ривьер за анализ зоопланктона и С. И. Генкала за идентификацию мелких форм диатомовых.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Елизарова В. А.* Результаты экспериментального изучения скорости размножения фитопланктона в прибрежье Рыбинского водохранилища // Основы изучения пресноводных экосистем. Л., 1981. С. 144—148.

*Елизарова В. А.* Интенсивность роста и продукция массовых планктонных синезеленых водорослей в Рыбинском водохранилище // Биология и экология водных организмов. Л., 1986. С. 16—23.

*Елизарова В. А.* Интенсивность роста фитопланктона Рыбинского водохранилища в связи с небольшими добавками железа и кремния. Деп. в ВИНИТИ. М., 05 VII 1989. № 4461-В 89. 15 с.

*Елизарова В. А., Королева М. Б.* Интенсивность роста фитопланктона в Рыбинском водохранилище в связи с небольшими добавками фосфора и азота // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л., 1990. С. 189—199.

*Мамаева Н. В.* Инфузории бассейна Волги. Л., 1979. 149 с.

*Методика* изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. 240 с.

*Семенова Л. М.* О питании Bosmina coregoni // Гидробиол. журн. 1974. Т. 10. № 3. С. 39—46.

*Bergquist A. M., Carpenter S. R.* Limnetic herbivory: effects on phytoplankton populations and primary production // Ecology. 1986. Vol. 67. N 5. P. 1351—1360.

*Bernardi R. de., Guissani G., Pedretti E. L.* The significance of blue-green algae as food for filterfeeding zooplankton: experimental studies on Daphnia spp. fed by *Microcystis aeruginosa* // Verh. Int. Ver. theor. und angew. Limnol. Stuttgart, 1981. Vol. 21. P. 477—483.

*Burns C. W.* Insights into zooplankton — cyanobacteria interactions derived from enclousure studies // New Zealand Journ. Mar. and Freshwater Res. 1987. Vol. 21. N. 3. P. 477—482.

*Carpenter S. P., Bergquist A. M.* Experimental tests of grazing indicators based on chlorophyll a degradation products // Archiv Hydrobiol. 1985. Vol. 102. N 3. P. 303—317.

*Currie R. I.* Pigments in zooplankton faeces // Nature (Lond.). 1962. Vol. 193. N 4819. P. 956—957.

*Lampert W., Fleckner W., Rai H., Taylor B.* Phytoplankton control by grasing zooplankton: A study on the spring clear- water phase // Limnol. Oceanogr. 1986. Vol. 31. N 3. P. 478—490.

*Lorenzen C. J., Jeffrey S. W.* Determinatin of chlorophyll in seawater // UNESCO technical papers in marine sciences UNESCO, Paris, 1980. N 35. P. 3—20.

*Moustaka-Gouni M., Tsekos I.* The structure and dynamics of the phytoplankton assemblage in lake Volvi, Greece. II. Phytoplankton biomass and environmental factors // Arch. Hydrobiol. 1989. Vol. 115. N 4. P. 575—588.

*Porter K. G.* A method for the in situ study of zooplankton grazing effects on algal species composition and standing crop // Limnol. Oceanogr. 1972. Vol. 17. N 6. P. 913—917.

*Porter K. G.* The plant — animal interface in freshwater ecosystems // Amer. Sci. 1977. Vol. 65. N 2. P. 159—170.

*Siersen M. E.* Variable selectivity and the role nutritional quality in food selection by a planktonic rotifer // Oikos. 1990. Vol. 59. N 2. P. 241—247.

## SUMMARY

The effect of zooplankton on the growth rate of planctonic algae (cell number doubling per day) was studied in the Rybinsk Reservoir in May—August 1989. One-day in situ experiments were made in transparent 1.5 l plexiglass cylinders with membrane filters (pore diameter 1 μm). The growth rate of algae in filtered water, in the absence of zooplankton was studied. Zooplankton reduced algocoenosis growth by one half in spring and early summer. The spring growth inhibition was accompanied by macrozooplankton stimulating effect. The fast growth of diatoms is favored by macrozooplankton and the slow growth of centric forms is favored by microzooplankton. Zooplankton inhibits the development of blue-green algae and decreases the growth rate of green algae especially in summer.

---

УДК 582.232.2-15 (285.2) Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 7

© О. А. Ляшенко

# РАЗВИТИЕ *PLANKTOTHRIX AGARDHII* (*CYANOPHYTA*) В ВОДОЕМАХ БАССЕЙНА ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ

## O. A. LYASHENKO. VEGETATION OF *PLANKTOTHRIX AGARDHII* (*CYANOPHYTA*) IN WATERBODIES OF UPPER VOLGA BASIN

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок Ярославской обл., Некоузский р-н
Поступила 11.08.1999

Представлены данные о развитии *Planktothrix agardhii* в Иваньковском, Угличском водохранилищах и оз. Плещеево.

Ключевые слова: *Cyanophyta*, *Planktothrix*, верхняя Волга.

Синезеленые водоросли рода *Oscillatoria*, из которого в настоящее время выделен род *Planktothrix* (Anagnastidis, Komárek, 1988), являются широко распространенными доминантами фитопланктона пресноводных водоемов; их преобладание в планктоне считается показателем высокого уровня трофии (Трифонова, 1990). *Planktothrix agardhii* (Gom.) Anagn. et Kom. (*Oscillatoria agardhii* Gom.) — один из наиболее известных и хорошо изученных представителей синезеленых водорослей, вызывающих «цветение» воды и оказывающих токсичное воздействие на гидробионтов (The biology..., 1973). Массовое развитие *Planktothrix agardhii* и близких к нему видов приурочено преимущественно к мелководным евтрофным нестратифицированным озерам, их доминирование отмечается также в умеренно-эвтрофных больших глубоководных озерах (Reynolds, 1984). В последние годы появились сведения о том, что *Planktothrix agardhii* может занимать доминирующее положение в фитопланктоне и при уменьшении биогенной нагрузки на водоем (Макарова, 1999).

Преобладание водорослей рода *Oscillatoria* не было свойственно верхневолжским водохранилищам с момента их основания до начала 1980-х гг., только в высокопродуктивном оз. Неро было отмечено преобладание *Pseudoanabaena limnetica* (Lemm.) Kom. (*Oscillatoria limnetica* Lemm.) (Лаврентьева, 1977; Волга..., 1979; Ляшенко, 1995).

## Материалы и методика

Данные о количественном развитии *Planktothrix agardhii* получены на основании изучения фитопланктона Иваньковского и Угличского водохранилищ в 1986—1995 гг. и оз. Плещеево в 1991—1992 и 1996 гг. Пробы отбирали батометром и концентрировали фильтрацией последовательно через мембранные фильтры № 6 и № 5, фиксировали раствором Люголя в модификации Кузьмина. Численность водорослей подсчитывалась в камере «Учинская» объемом 0.01 мл, биомасса определялась счетно-объемным методом (Методика..., 1975).

## Результаты и обсуждение

Массовое развитие *Planktothrix agardhii* в Шошинском плесе Иваньковского водохранилища впервые было отмечено в 1986 г. (Ляшенко, 1996). Максимум численности этой водоросли был приурочен к середине лета (рис. 1), однако, при благоприятных погодных условиях достаточно высокие показатели таковой сохранялись и в начале осени (до 127.67 · $10^6$ кл/л в сентябре 1988 г.). Максимальная численность *Planktothrix agardhii* (346.12 · $10^6$ кл/л) отмечалась в Шошинском плесе в июле 1995 г. Водообмен Шошинского плеса с остальной акваторией водохранилища незначителен (Иваньковское..., 1978), однако *Planktothrix agardhii* в заметных количествах наблюдался также в Волжском и Иваньковском плесах, где его максимальная численность также была приурочена к середине лета: в Иваньковском она достигала 53 · $10^6$ кл/л, в Волжском — 17 · $10^6$ кл/л.

Ранее (в 1950—1970-х гг.) в Шошинском плесе среди синезеленых водорослей преобладали *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs., виды родов *Anabaena* и *Microcystis* (Буторина, 1961; Лаврентьева, 1977; Иваньковское..., 1978), однако *Planktothrix agardhii* полностью вытеснил их из доминирующего комплекса. Подобное изменение хорошо укладывается в схему олиготрофно-евтрофной сукцессии (Трифонова, 1990) и характерно при повышении уровня трофии мелководных евтрофных водоемов, к которым можно отнести Шошинский плес. При этом не отмечалось повышения общей биомассы фитопланктона как в плесе, так и в водохранилище в целом (Ляшенко, 1999).

Гидрологические условия Угличского водохранилища не благоприятствуют массовому развитию синезеленых водорослей. В значительных количествах на русле они отмечаются только в нижнем участке, где преобладают преимущественно водоросли родов *Aphanizomenon*, *Anabaena*, *Microcystis* (Ляшенко, 1988, 1989). Интенсивное развитие *Planktothrix agardhii* впервые наблюдалось в 1988 г. на мелководье в верхнем участке водохранилища. Его численность здесь достигала 61.38 · $10^6$ кл/л, а доля в общей биомассе фитопланктона составляла 47 %. На мелководьях среднего участка содержание этого вида в биомассе синезеленых водорослей существенно уменьшалось, а в нижней части водохранилища он не отмечался (рис. 2). В русловой части Угличского водохранилища *Planktothrix agardhii* наблюдался единично. Очевидно,

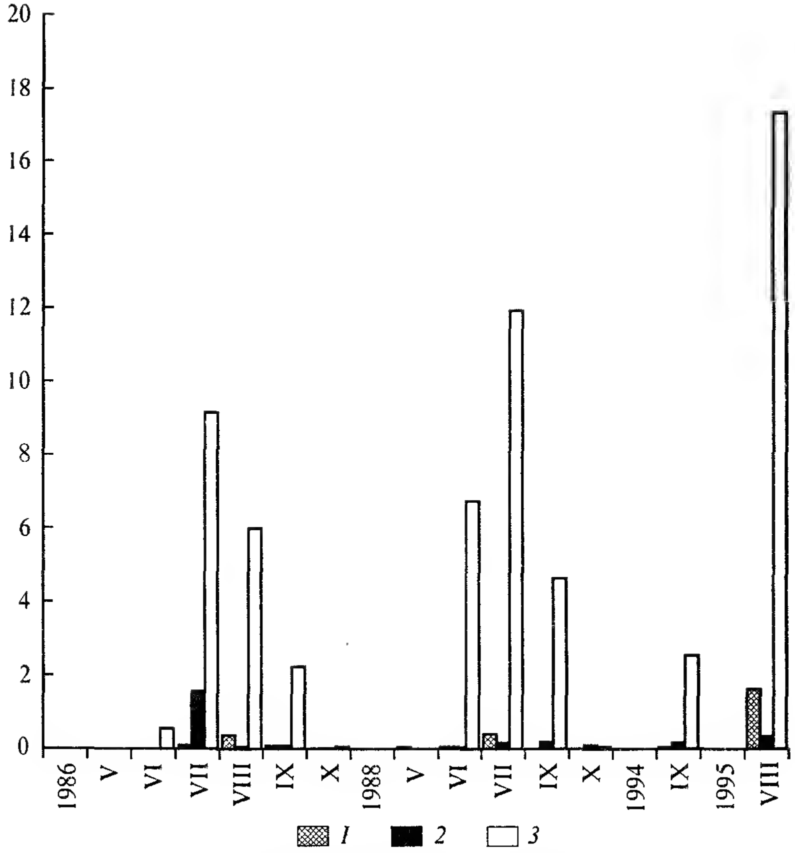


Рис. 1. Динамика биомассы *Planktothrix agardhii* в Иваньковском водохранилище.

*1* — Волжский плес, *2* — Иваньковский плес, *3* — Шошинский плес. По оси абсцисс — даты; по оси ординат — биомасса, мг/л.

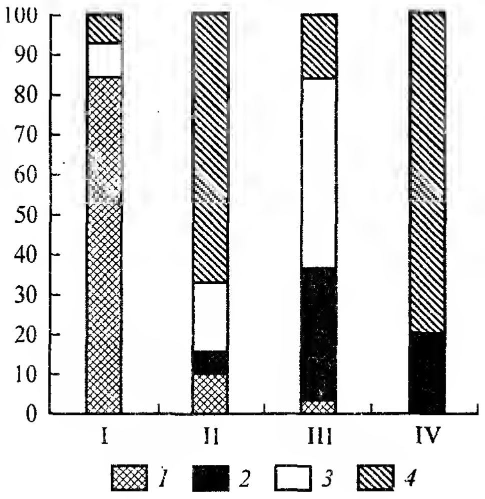


Рис. 2. Удельное содержание доминирующих видов в общей биомассе синезеленых водорослей мелководий Угличского водохранилища в июле 1988 г.

*1* — *Planktothrix agardhii*, *2* — *Microcystis aeruginosa*, *3* — *Aphanizomenon flos-aquae*, *4* — прочие синезеленые. По оси абсцисс — названия участков: I — верхний, II — средний 1-й, III — средний 2-й, IV — нижний; по оси ординат — содержание, %.

что эта водоросль в Угличское водохранилище поступала из вышерасположенного Иваньковского, но ее распространение здесь происходило преимущественно по мелководьям.

Как доминант фитопланктона оз. Плещеево *Planktothrix agardhii* впервые был отмечен в 1990 г., тогда наибольшая его концентрация (до $60 \cdot 10^6$ кл/л) была приурочена к литоральной станции возле устья наиболее крупного притока озера — р. Трубеж, протекающей по территории г. Переславль-Залесского (Костина, 1992). Интенсивная вегетация *Planktothrix agardhii* в устье р. Трубеж, вероятно, наблюдалась и ранее в 1980-е гг. (Экосистема..., 1989). В 1991—1992 и 1996 гг. наибольшее количество *Planktothrix agardhii* (до $19 \cdot 10^6$ кл/л и 1.87 мг/л, или 81 % общей биомассы фитопланктона) также отмечалось в устьевом участке р. Трубеж. В литорали возле устья реки численность его не превышала $427 \cdot 10^3$ кл/л. В июле 1991 г. *Planktothrix agardhii* составлял 20 % биомассы фитопланктона в центре озера в эпилимнионе, хотя в абсолютном отношении его численность здесь была относительно невысока (не более $712 \cdot 10^3$ кл/л). Интересно, что основным доминантом среди синезеленых водорослей оз. Плещеево, по данным предыдущих исследований, был *Aphanizomenon flos-aquae* (Экосистема..., 1989), который в 1990-е гг. не входил в состав доминирующего комплекса фитопланктона озера.

В водоемах бассейна верхней Волги *Planktothrix agardhii*, вероятно, является активным видом, вытесняющим из доминирующего комплекса синезеленых водоросли видов *Aphanizomenon*, *Anabaena*, *Microcystis*. Увеличение численности этой водоросли нельзя однозначно связать с процессами евтрофикации, так как в годы наблюдений в верхневолжских водохранилищах не происходило увеличения общей биомассы фитопланктона (Ляшенко, 1988, 1989, 1999), а в оз. Плещеево биомасса фитопланктона была ниже, чем в предшествующие годы (Костина, 1992; Пырина, Ляшенко, 1992). Поскольку в данном случае безгетероцистная водоросль замещает в доминирующем комплексе виды преимущественно диазотрофные, логично предположить изменение характера обеспеченности экосистемы азотом. Данные о биологии этого вида, в частности об его отношении к обеспеченности биогенами, противоречивы и не дают возможности сделать однозначные выводы. Увеличение численности *Planktothrix agardhii* в таких различных в гидрологическом отношении водоемах, как Иваньковское, Угличское водохранилища и оз. Плещеево, вероятно, свидетельствует об общей направленности сукцессионных изменений фитопланктона водоемов бассейна верхней Волги.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Буторина Л. Г.* Фитопланктон Иваньковского водохранилища в 1954—1956 гг. // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. 1961. Вып. 4 (7). С. 20—33.

*Волга* и ее жизнь. Л., 1979. 350 с.

*Иваньковское* водохранилище и его жизнь. Л., 1978. 304 с.

*Костина Т. Б.* Фитопланктон озера Плещеево в 1990 г. // Факторы и процессы эвтрофикации озера Плещеево. Ярославль, 1992. С. 28—39.

*Лаврентьева Г. М.* Фитопланктон водохранилищ волжского каскада // Изв. ГосНИОРХ. 1977. Т. 114. С. 1—166.

*Ляшенко О. А.* О фитопланктоне Угличского водохранилища // Биол. внутр. вод. Инф. бюл. 1988. № 80. С. 17—21.

*Ляшенко О. А.* Фитопланктон и содержание хлорофилла *а* в Угличском водохранилище // Биол. внутр. вод. Инф. бюл. 1989. № 83. С. 8—12.

*Ляшенко О. А.* Структура и пигментные характеристики фитопланктона мелководного озера (на примере оз. Неро): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1995. 19 с.

*Ляшенко О. А.* Фитопланктон и содержание хлорофилла *а* в Шошинском плесе Иваньковского водохранилища // Биол. внутр. вод. Инф. бюл. 1996. № 99. С. 3—10.

*Ляшенко О. А.* Фитопланктон и содержание хлорофилла как показатели трофического статуса Иваньковского водохранилища // Водные ресурсы. 1999. Т. 26. № 1. С. 81—89.

*Макарова С. В.* Динамика структурных показателей фитопланктона восточной части Финского залива в многолетнем аспекте: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1999. 24 с.

*Методика* изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. 240 с.

*Пырина И. Л., Ляшенко О. А.* Состав и продуктивность фитопланктона оз. Плещеево на современном этапе // Тр. Всерос. научн. конф., посвященной 300-летнему юбилею отечественного флота. Переславль-Залесский, 1992. Вып. 3. С. 48—54.

*Трифонова И. С.* Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л., 1990. 184 с.

*Экосистема* озера Плещеево. Л., 1989. 264 с.

*Anagnostidis K., Komárek J.* Modern approach to the classification system of Cyanophytes. 3 — *Oscillatoriales* // Arch. Hydrobiol. Suppl. 1988. Vol. 80. N 1—4. P. 327—472.

*Reynolds C. S.* The ecology of freshwater phytoplankton. London., 1984. 384 p.

*The biology* of blue-green algae. Oxford, 1973. 676 p.

## SUMMARY

Development of *Planktothrix agardhii* (Gom.) Anagn et Kom. in Ivankovo and Uglich reservoirs and lake Pleshcheevo is studied. In Shosha part of the Ivankovo reservoir, *P. agardhii* was succeeded by the algae of such genera as *Aphanizomenon*, *Microcystis*, and *Anabaena* in the dominant complex of *Cyanophyta*. In Uglich reservoir the domination of *P. agardhii* was registered in its shallow part. In the lake Pleshcheevo *P. agardhii* spreads mainly to the mouth of the river Trubez. An increase of *P. agardhii* abundance in the waterbodies of the upper Volga basin is probably conditioned by the general trend of the succession processes.

---

УДК 581.824

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 7

© **М. В. Нилова**

# ИСТОРИЯ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ СЕМЕЙСТВА *CAPRIFOLIACEAE*

M. V. NILOVA. THE HISTORY OF TAXONOMIC STUDIES OF THE FAMILY *CAPRIFOLIACEAE*

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119899 г. Москва, Воробьевы горы, биологический факультет МГУ,
кафедра высших растений
Факс: (095)9391827, E-mail: nilova_maja@mail.ru
Поступила 20.04.1999

Приведен обзор литературных данных по истории изучения сем. *Caprifoliaceae* s. l. и составляющих его родов. Обобщены данные, полученные за период с 1789 по 1997 г., о строении вегетативных и репродуктивных органов. Рассмотрены родственные связи семейства.

Ключевые слова: *Caprifoliaceae*, история изучения, таксономия.

Для выявления новых таксономически важных признаков, которые могут помочь в разработке системы сем. *Caprifoliaceae*, необходимо знакомство с историей его изучения, анализ которой является целью данной работы.

A. L. de Jussieu (1789) относил к сем. *Caprifoliaceae* (ordo *Caprifolia*) 15 родов. По строению чашечки, венчика и столбика они составили 4 группы: 1. *Linnaea* Gronov. ex L., *Triosteum* L., *Ovieda* L., *Symphoricarpos* Duham., *Diervilla* Mill., *Xylosteon* Mill., *Caprifolium* Mill.; 2. *Loranthus* Jacq., *Viscum* L., *Rhizophora* L.; 3. *Viburnum* L., *Hortensia* Comm. ex Juss., *Sambucus* L.; 4. *Cornus* L., *Hedera* L. Таким образом, Jussieu сблизил роды *Viburnum* и *Sambucus* и отделил их от остальных представителей семейства. В начале XIX в. B. C. Dumortier (1829), а затем F. T. Bartling (1830) признали эти различия достаточными для выделения родов *Viburnum*, *Lentago* Rafin., *Opulus* Mill. и *Sambucus* в отдельное семейство (fam. '*Viburnideae*' у Dumortier, ordo '*Viburneae*' у Bartling), а *Lonicera* L., *Xylosteon*, *Symphoria* Pers., *Diervilla*, *Triosteum*, *Linnaea* и *Abelia* R. Br. (у Bartling еще *Aidia* Lour.) — в сем. *Caprifoliaceae*.

Авторы большинства других систем, разработанных в XIX—середине XX вв., отмечая существенные отличия *Viburnum* и *Sambucus* от остальных представителей сем. *Caprifoliaceae* s. l., все же оставляют их в составе этого семейства.

Учитывая особенности строения венчика и столбика, A.-P. de Candolle (1830) разделил *Caprifoliaceae* на 2 трибы: *Sambuceae* и *Lonicereae*. В первую он включил *Sambucus* и *Viburnum*, во вторую — *Triosteum*, *Diervilla*, *Lonicera*, *Leycesteria* Wall., *Symphoricarpos*, *Abelia*, *Linnaea*, *Aidia*, *Valentiana* Rafin. и *Karpeton* Rafin. Практически такой же состав семейства и деление его на трибы приведен в системах A. Brongniart (1843), S. Endlicher (1836—1840), J. Lindley (1853), добавившего в трибу *Lonicereae* род *Alseuosmia* A. Cunn. В некоторых работах (Miquel, 1856; Dippel, 1889) эти трибы получили ранги подсемейств.

G. Bentham, J. D. Hooker (1867) в целом следовали системе de Candolle. Из сем. *Caprifoliaceae* авторы исключили роды *Aidia*, *Valentiana* и *Karpeton*, в трибу *Sambuceae* они включили род *Adoxa* L., в трибу *Lonicereae* — роды *Microsplenium* Hook. f. и *Pentapyxis* Hook. f., в трибу *Lonicereae* — род *Alseuosmia*, что ранее было сделано Lindley.

W. Vatke (1872) усомнился в существовании резких различий между родами *Abelia* и *Linnaea* и включил *Abelia* в качестве секции в состав рода *Linnaea*. Это мнение в дальнейшем поддерживали P. Graebner (1901a, b) и E. Giger (1913).

Очень подробно система сем. *Caprifoliaceae* разобрана в трудах C. Fritsch (1891, 1892a, b). Он считал, что род *Adoxa* по особенностям строения цветка, соцветия, вскрывания пыльников и общего габитуса необходимо выделить в отдельное сем. *Adoxaceae*. *Microsplenium* он рассматривает в ранге вида рода *Machaonia* Humb. et Bonpl. сем. *Rubiaceae*. Отсутствие существенных различий между родами *Leycesteria* и *Pentapyxis* позволяет, по мнению Fritsch, включить *Pentapyxis* в род *Leycesteria* в ранге секции.

Fritsch (вслед за Vatke) объединял роды *Abelia* и *Linnaea* в один род. Таким образом, в сем. *Caprifoliaceae* он включал 10 родов, добавив описанный в 1878 г. род *Dipelta* Maxim. Отмечая ряд общих признаков, отличающих *Viburnum* и *Sambucus* от других родов (актиноморфный, колесовидный венчик, короткий столбик, односемянные гнезда завязи, образование поверхностных перидерм), Fritsch считал, однако, что *Viburnum* и *Sambucus* не настолько близки, чтобы находиться в одной трибе. *Sambucus* габитуально отличается от *Viburnum* перистыми листьями, а также экстрорзными пыльниками, наличием секреторных вместилищ в сердцевине и рядом других особенностей, и, поэтому, должен быть выделен в отдельную трибу или подсемейство. Принимая во внимание строение завязи, особенно число гнезд и число семязачатков в них, он сближал *Triosteum* с *Viburnum* и, кроме того, разделял трибу *Lonicereae* на 2. Таким образом, система сем. *Caprifoliaceae*, предложенная Fritsch, выглядит следующим образом: Triba *Sambuceae* — *Sambucus*; Triba *Viburneae* — *Viburnum*, *Triosteum*; Triba *Linnaeae* — *Symphoricarpos*, *Dipelta*, *Linnaea*, *Alseuosmia*; Triba *Lonicereae* — *Lonicera*, *Diervilla*, *Leycesteria*. Мнение о выделении рода *Adoxa* из сем. *Caprifoliaceae* в самостоятельное семейство поддерживают многие авторы, за исключением Р. Веттштейна (1912) и M. J. Donoghue (1985).

Выявленные Fritsch различия между родом *Sambucus* и остальными родами *Caprifoliaceae*, F. Höck (1892) считал настолько существенными, что выделял *Sambucus* в монотипное сем. *Sambucaceae*. В то же время, признавая близость родов *Sambucus* и *Valeriana* L., он высказывал мнение о возможности включения *Sambucus* в сем. *Valerianaceae*. Эта идея, правда, в дальнейшем не нашла сторонников. Выделение монотипного сем. *Sambucaceae* было поддержано монографом рода *Sambucus* F. Schwerin (1909, 1920), который, наряду с часто обсуждаемыми морфологическими признаками, отличающими род *Sambucus* от остальных представителей *Caprifoliaceae*, обращал внимание и на анатомические: строение сердцевинных лучей, форму осаждения оксалата кальция и наличие секреторных ходов в сердцевине и перицикле. Schwerin приходил к выводу, что столь большое число разнообразных признаков делает необходимым выделение самостоятельного сем. *Sambucaceae*.

В начале XX в. в сем. *Caprifoliaceae* были добавлены новые описанные роды (в 1900 г. — *Kolkwitzia* Graebn., в 1916 г. — *Heptacodium* Rehd.), в семейство были также включены азиатские (*Carlemannia* Benth., *Silvianthus* Hook. f.) и новокаледонские роды (*Pachydiscus* Gilg et Schlechter и *Memecylanthus* Gilg et Schlechter), принадлежность которых к сем. *Caprifoliaceae* в дальнейшем служила предметом дискуссий.

Следуя, в общем, построению Fritsch, T. Nakai (1921), вслед за Bailey (1929), выделил род *Diervilla* из трибы *Lonicereae* в отдельную трибу *Diervilleae*. *Abelia*, по его мнению, заслуживает ранга рода и может быть отделена от *Linnaea*. В 1936 г. Nakai придал *Weigela* (секция рода *Diervilla*) ранг самостоятельного рода. Ранги самостоятельных родов получили также *Weigelastrum* и *Macrodiervilla*, до этого их относили к секции *Calyptrostigma* рода *Diervilla* (Nakai, 1937, 1949). Самостоятельность рода *Weigela* поддерживали в дальнейшем практически все систематики, а роды *Weigelastrum* и *Macrodiervilla* чаще рассматривали в ранге секций рода *Weigela*.

Примерно с середины XX в. проведено множество анатомических, цитологических, палинологических и других исследований, результаты которых были использованы в целях уточнения объема и системы сем. *Caprifoliaceae*.

Ряд признаков в анатомическом строении рода *Sambucus* (наличие кристаллического песка, присутствие в стебле узких толстостенных перициклических волокон, широкая сердцевина, высоко специализированная ксилема) указаны С. R. Metcalfe (1946), Metcalfe, L. Chalk (1950). По их мнению, эти признаки, наряду с некоторыми морфологическими особенностями, довольно убедительны для признания самостоятельности сем. *Sambucaceae*.

Существенные различия в строении стебля (степень развития перициклических волокон, их размеры, место заложения перидермы, строение древесины) отмечены P. O. Michael (1886), K. Sax, D. A. Kribs (1930), T. B. Cooper (1938), А. Ф. Гаммерман, А. А. Никитиным, Т. Л. Николаевой (1946), С. А. Снежковой (1984). Наиболее примитивны по строению древесины *Viburnum* и *Weigela*, их древесина рассеяннососудистая, сосуды с лестничными перфорационными пластинками. У *Sambucus* древесина более специализированная — полукольцесосудистая, сосуды с простыми перфорациями. Древесина *Lonicera*, *Abelia* и *Symphoricarpos* демонстрирует промежуточное положение между выше названными родами.

A. M. Wilkinson (1948a, 1949), изучавшая морфологию и васкулярную анатомию цветка представителей сем. *Caprifoliaceae*, пришла к выводу о необходимости исключения рода *Triosteum* из трибы *Viburnideae*, поскольку аномальная структура гинецея *Viburnum* так уникальна и сложна, что отделяет этот род от любого другого. У *Viburnum* из 3 плодолистиков нормально развивается только 1, но семязачаток в нем не образуется. Единственный фертильный семязачаток *Viburnum* прикреплен к краю одного из недоразвитых плодолистиков. Существенное отличие *Sambucus* и *Viburnum* от остальных *Caprifoliaceae* отмечают A. S. Horne (1914) и N. Fukuoka (1972, 1975), исследовавшие васкуляризацию завязи. Ряд различий выявлен, кроме того, при изучении формирования цветка и плода (Артюшенко, 1951). Развитие женского гаметофита по Adoxa-типу у *Sambucus* и по Polygonum-типу у всех остальных представителей семейства отмечает F. Moissl (1941).

Цитологические исследования (Sax, Kribs, 1930; de Poucques, 1947; Janaki Ammal, Saunders, 1952; Janaki Ammal, 1953; Thomas, 1961; Egolf, 1962; Rüdenberg, Green, 1966, 1969) показывают существенную разницу между размерами хромосом у разных родов. Интересные результаты, подтверждающие отличие *Viburnum* и *Sambucus* от остальных представителей семейства, были получены при проведении химических исследований (Kurth, 1947; Plouvier, 1951; Gibbs, 1954; Bohm, Glennie, 1971; Gornall, Bohm, Dahlgren, 1979).

Результаты проведенных серологических исследований (Hillebrand, Fairbrothers, 1969, 1970a, b) дают возможность выделить в семействе 3 четкие группы: 1) *Viburnum*; 2) *Sambucus*; 3) *Kolkwitzia*, *Diervilla*, *Lonicera*. *Viburnum*, обнаруживая некоторое сходство с *Sambucus*, резко отличается от остальных изученных родов. *Lonicera* и *Diervilla* очень сходны между собой, поэтому, по мнению авторов, вряд ли стоит выделять трибу *Diervilleae*. В заключение Hillebrand и Fairbrothers выдвигают 2 возможных объяснения полученных результатов: или *Caprifoliaceae* — семейство, имеющее полифилетическое происхождение, или же это порядок с отдельными семействами.

В ряде работ отмечены и различия в структуре побегов и соцветий. По мнению W. Troll и F. Weberling (1966) в сем. *Caprifoliaceae* 3 типа соцветий: монотелические (*Sambucus* и *Viburnum*), полителические (*Lonicereae*) и промежуточные (*Diervilleae* и *Linnaeeae*). Troll и Weberling сомневаются в правильности выделения *Kolkwitzia* в самостоятельный род и считают, что его можно редуцировать до вида в роде *Abelia* (Weberling, 1957, 1966; Troll, Weberling, 1966). А. П. Хохряков и М. Т. Мазуренко (1968) также выделяют в сем. *Caprifoliaceae* 3 типа побегов ветвления и соцветий, причем все 3 типа имеют переходные формы, что, возможно, свидетельствует об их эволюционной связи. Авторы делают выводы о гораздо большей близости *Triosteum* к *Weigela* и *Lonicera*, чем к *Viburnum*; довольно большом различии между родами *Weigela* и *Diervilla*; тесной связи соцветий *Linnaea* с соцветиями *Abelia*. Последнее высказывание подтверждают работы N. Fukuoka (1968, 1969), полагающего, что различия в системе ветвления и строении соцветий *Linnaea* и *Abelia* связаны с габитусом и формой роста растений.

Интересные данные были получены в результате палинологических исследований. G. Erdtman (1952, 1954), Л. П. Митина (1968, 1971), M. J. Donoghue (1985) указывают на наличие 2 типов пыльцевых зерен, представляющих 2 самостоятельные линии развития. В первой изолированной группе, которую составляют роды *Viburnum* и *Sambucus*, пыльцевые зерна 3-бороздно-поровые, различающиеся толщиной экзины и характером скульптуры. Во второй группе зерна 3(4)-бороздно-оровые. Названные типы различаются строением, формой и размерами апертур, особенностями сэкзины, общей формой зерна и заслуживают обособления в отдельные таксоны. Кроме того, отмечено, что виды секции *Zabelia* в роде *Abelia* имеют совершенно отличный тип пыльцевого зерна (3-бороздно-поровые, опоясанно-апертурные), не свойственный сем. *Caprifoliaceae* в целом. По мнению выше названных исследователей, это дает основание поднять ранг *Zabelia* до самостоятельного рода. Эти данные подтверждают ранее установленное выделение из *Abelia* самостоятельного рода *Zabelia* (Rehd.) Makino. Ряд четких признаков в строении цветка, анатомическом строении древесины, внешнем виде коры, приведенные в работах K. Hisauri, H. Hara (1954), H. Hara (1956), M. Ikuse, S. Kurosawa (1954), В. Ф. Голубковой (1972), подтверждают самостоятельность рода *Zabelia*, которую, однако, признают не все авторы.

Некоторые изменения в систему сем. *Caprifoliaceae* были внесены H. K. Airy Shaw (1965). Роды *Alseuosmia*, *Memecylanthus* и *Pachydiscus* выделены им в самостоятельное сем. *Alseuosmiaceae*, при этом последние 2 рода объединены в 1 — *Wittsteinia*. Семейство характеризуется очередными листьями, актиноморфным венчиком и двугнездной завязью. Роды *Carlemannia* и *Silvianthus* выделены Airy Shaw в отдельное сем. *Carlemanniaceae*, характеризующееся наличием 2 тычинок и двугнездной завязи. Airy Shaw (1966) указал на необходимость выделения рода *Sambucus* в монотипное сем. *Sambucaceae*.

Во многом неясное положение занимает в сем. *Caprifoliaceae* род *Heptacodium*, описанный A. Rehder в 1916 г. Rehder указывал, что по внешнему виду *Heptacodium* отличается от всех других представителей сем. *Caprifoliaceae*, хотя по строению венчика он сходен с родом *Lonicera*, а по строению завязи и плода очень близок к роду *Abelia*. Соцветие в роде *Heptacodium* довольно сходно с соцветием некоторых видов рода *Leycesteria* (Airy Shaw, 1932). Metcalfe (1952), изучив анатомическое строение стеблей и листьев рода *Heptacodium*, установил, что они обнаруживают некоторые своеобразные черты, не противоречащие, однако, включению данного рода в сем. *Caprifoliaceae*. Пыльцевые зерна *Heptacodium* отличаются от других *Caprifoliaceae*, что дает основание выделить этот род в отдельную трибу (Голубкова, 1965).

Таким образом, к концу 1960-х гг. было получено множество данных, которые затем получили разную оценку у систематиков. Некоторые систематики рассматривают сем. *Caprifoliaceae* довольно широко, исключая только такие роды, как *Alseu-*

*osmia*, *Memecylanthus*, *Pachydiscus*, *Carlemannia* и *Silvianthus*, и признавая самостоятельность родов *Zabelia* и *Macrodiervilla* (Fukuoka, 1972, 1975). Л. Д. Оськина (1972, 1974, 1976а, б, 1978) считает, что роды *Pachydiscus*, *Alseuosmia* и *Memecylanthus* хотя и стоят изолированно в сем. *Caprifoliaceae*, но могут быть выделены только в отдельную трибу, а роды *Viburnum* и *Sambucus* не настолько различаются между собой, чтобы считать их отдельными трибами.

А. Л. Тахтаджян в 1966 г. включает в сем. *Caprifoliaceae* 19 родов. При этом он отмечает изолированность родов *Alseuosmia*, *Memecylanthus* и *Periomphale* Baill. (*Pachydiscus*). Также изолированно от других родов стоит *Sambucus* и, в меньшей степени, *Viburnum* и *Triosteum*. *Carlemannia* и *Silvianthus* оставлены в составе семейства, несмотря на их большие отличие от всех *Caprifoliaceae*. Примерно такого же мнения об объеме сем. *Caprifoliaceae* придерживаются H. Melchior (1964) и J. Hutchinson (1967). В ряде работ роды *Alseuosmia*, *Memecylanthus* и *Periomphale* (*Pachydiscus*) исключены из сем. *Caprifoliaceae*, и составляют самостоятельное сем. *Alseuosmiaceae* (Goldberg, 1986; Cronquist, 1981). Некоторые авторы рассматривают *Caprifoliaceae* еще более узко, соглашаясь с выделением в монотипное семейство рода *Sambucus* (Gasson, 1979; Dahlgren, 1975, 1980; Gornall, Bohm, Dahlgren, 1979). В более поздней работе R. Dahlgren (1983) считает целесообразным выделить в качестве монотипного и сем. *Viburnaceae*.

В наиболее узком смысле рассматривает сем. *Caprifoliaceae* Тахтаджян (1987) (Takhtajan, 1997). В отдельное сем. *Alseuosmiaceae* выделены роды *Alseuosmia* и *Wittsteinia* (*Memecylanthus* и *Pachydiscus*); в сем. *Carlemanniaceae* — роды *Carlemannia* и *Silvianthus*; в сем. *Viburnaceae* — род *Viburnum*; в сем. *Sambucaceae* — род *Sambucus*. В состав сем. *Caprifoliaceae* s. str. Тахтаджян включает 13 родов, составляющих 4 трибы: *Triosteae* — *Triosteum*; *Linnaeeae* — *Symphoricarpos*, *Linnaea*, *Dipelta*, *Heptacodium*, *Kolkwitzia*, *Abelia*, *Zabelia*; *Diervilleae* — *Macrodiervilla*, *Diervilla*, *Weigela*; *Lonicereae* — *Leycesteria*, *Lonicera*.

Положение сем. *Caprifoliaceae* в системе покрытосеменных до последнего времени окончательно не установлено. Автор семейства Jussieu (1789) помещал *Caprifoliaceae* вместе с семействами '*Dipsaceae*' и '*Valerianeae*' в class '*Loniceroideae*'. Lindley (1853) относил *Caprifoliaceae* к порядку *Cichonales*, указывая на его связь с сем. *Cornaceae* и *Hydrangeaceae*. Большинство систематиков в работах до середины XX в. включали сем. *Caprifoliaceae* в порядок *Rubiales* (Bartling, 1830; Bentham, Hooker, 1867; Варминг, 1898; Веттштейн, 1912; Hutchinson, 1926; Gundersen, 1939). При этом некоторые исследователи считали, что сем. *Caprifoliaceae* и *Rubiaceae* достаточно близки и могут быть объединены в одно (Fritsch, 1891, 1892a, b; McAtee, 1921; Ferguson, 1966; Porter, 1967).

По мнению Fritsch, нет никаких четких различий между семействами *Rubiaceae* и *Caprifoliaceae*. Габитуально представители *Caprifoliaceae* сильно отличаются от *Rubiaceae*, произрастающих в северных широтах, но довольно схожи с тропическими формами. То, что *Caprifoliaceae* так долго рассматривали в качестве самостоятельного семейства, Fritsch объяснял, главным образом, значительной разницей встречающихся в Европе родов. Кроме того, отмечая габитуальное сходство *Sambucus*, особенно *Sambucus ebulus*, и *Valeriana*, он считал это не совпадением, а указанием на родственную связь, которая, однако, не слишком близкая, так как представители *Valerianaceae* резко отличаются от *Sambucus* редукцией числа членов андроцея, наличием интрорзных пыльников и другими признаками. Fritsch предполагал, что обе растительные формы имеют общий архетип. Свойственная *Valerianaceae* редукция гинецея до единственного фертильного семязачатка характерна и для *Viburnum*. С другой стороны, *Viburnum* демонстрирует габитуальное сходство с *Cornaceae*. Таким образом, по заключению Fritsch, существует неоспоримая связь в ряду *Dipsacaceae* — *Valerianaceae* — *Rubiaceae* (включая *Caprifoliaceae*) — *Cornaceae* — *Araliaceae* — *Umbelliferae*.

Höck (1882), поддерживая в целом сближение или даже объединение всех *Caprifoliaceae* (кроме *Sambucus*) с *Rubiaceae*, считал, что сходство *Sambucus* с

*Valerianaceae* настолько велико, что род *Sambucus* может быть помещен в *Valerianaceae* или же выделен в самостоятельное сем. *Sambucaceae*, тесно связанное с *Valerianaceae*.

Сходство сем. *Caprifoliaceae* с *Cornaceae* подтверждается при изучении особенностей развития эндосперма (Suneson, 1933). Исследования васкулярной анатомии цветка представителей сем. *Caprifoliaceae* (Wilkinson, 1948a, b, 1949) показали, что очень тесная связь прослеживается между родом *Sambucus* и родами подсем. *Cornoideae*; в гораздо меньшей степени ее демонстрирует род *Viburnum*. Представители трибы *Linnaeeae* проявляют большое сходство в васкуляризации цветка с *Valerianaceae* (Wilkinson, 1948c). По мнению Wilkinson, группа *Viburnum* и *Sambucus* происходит от примитивных *Cornaceous*, а представители *Linnaeeae* связаны с *Valerianaceae*.

На основе ряда серологических исследований семян G. R. Hillebrand и D. E. Fairbrothers (1970a, b) отмечают довольно большое сходство между *Cornaceae* и *Caprifoliaceae*, особенно между родами *Sambucus* и *Cornus*, сходство между которыми сопоставимо со сходством между *Sambucus* и другими представителями *Caprifoliaceae*. Из всех остальных *Caprifoliaceae* только *Viburnum* имеет некоторые общие признаки с *Cornus*. По данным серологических исследований, связь между представителями *Caprifoliaceae* и *Rubiaceae* слабая. Поэтому, по мнению авторов, родство между *Caprifoliaceae* и *Cornaceae* более тесное, чем между *Rubiaceae* и *Caprifoliaceae* и, следовательно, *Rubiaceae* и *Caprifoliaceae* не могут быть включены в один порядок.

J. Hutchinson (1959) и G. Wagenitz (1959) рассматривают сходство *Rubiaceae* и *Caprifoliaceae* как результат конвергентной эволюции, поэтому тесной связи между этими семействами не существует. Hutchinson (1959, 1967) считает *Caprifoliaceae* наиболее продвинутым семейством порядка *Araliales*. Наиболее примитивны в сем. *Caprifoliaceae*, по мнению Hutchinson, роды *Viburnum* и *Sambucus*, имеющие короткий разделенный столбик и актиноморфный венчик, и, видимо, эволюционно связанные с *Cornaceae* и *Araliaceae*. Некоторые виды *Viburnum* демонстрируют тенденцию к стерилизации наружных цветков, сходную с таковой у *Hydrangea*. В то же время, у *Viburnum* наблюдается тенденция к уменьшению числа семязачатков до 1, что характерно для *Valerianaceae*.

Wagenitz (1959) поместил сем. *Rubiaceae* и *Caprifoliaceae* в порядки *Gentianales* и *Dipsacales* соответственно. Большинство современных систематиков также рассматривают *Caprifoliaceae* в составе порядка *Dipsacales* (Melchior, 1964; Young, 1982, Thorne, 1983, по: Vascular..., 1992; Goldberg, 1986, и др.). Включая *Caprifoliaceae* в порядок *Dipsacales*, A. Cronquist (1981) отмечает при этом сходство некоторых *Caprifoliaceae* с *Hydrangeaceae* и *Cornaceae*. По его мнению, сходство некоторых видов *Hydrangea* с видами *Viburnum* как в вегетативной, так и в генеративной сфере существует, но более детальное сравнение обнаруживает многочисленные различия, и тесная связь между этими родами кажется неправдоподобной. Также множество отличий наблюдается, по его мнению, при сравнении *Cornus* и *Viburnum*.

Несколько по-иному трактует родственные связи *Caprifoliaceae* Dahlgren. В ранних работах (Dahlgren, 1975, 1980; Gornall, Bohm, Dahlgren, 1979) сем. *Caprifoliaceae* (без рода *Sambucus*) включено в порядок *Dipsacales* надпорядка *Gentianiflorae*, а монотипное сем. *Sambucaceae* — в порядок *Cornales* надпорядка *Corniflorae*. В более поздней работе (Dahlgren, 1983) сем. *Caprifoliaceae* s. str., а также *Sambucaceae* и *Viburnaceae* отнесены к порядку *Cornales*.

Тахтаджян (1966) включает сем. *Caprifoliaceae* s. l. в порядок *Dipsacales*, позднее (Тахтаджян, 1987) в этот порядок он включает сем. *Caprifoliaceae* s. str., *Sambucaceae* и *Viburnaceae*. Порядок *Dipsacales* стоит ближе всего к *Hydrangeales* и происходит, вероятно, от одного из древних его представителей. Также близок он и к порядку *Cornales*. Самое архаичное в порядке *Dipsacales* — сем. *Caprifoliaceae* s. str., некоторые представители которого характеризуются лестничной перфорацией сосудов, иногда с большим числом перекладин, у ряда видов завязь со многими семязачатками в каждом гнезде, а плод у *Diervilleae* — коробочка (у всех остальных *Dipsacales* плоды невскрывающиеся). В работе Takhtajan (1997) сем. *Caprifoliaceae* s. str. по-прежнему указывается в составе пор. *Dipsacales*, сем. *Viburnaceae* выделено в отдельный пор. *Viburnales*, а сем. *Sambucaceae* отнесено к порядку *Adoxalex* (Takhtajan, 1997).

Таким образом, частые ревизии системы сем. *Caprifoliaceae* свидетельствуют об отсутствии единой точки зрения на взаимоотношения близкородственных таксонов, что подтверждает необходимость выявления новых нетрадиционных признаков, важных для решения вопросов систематики.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Артюшенко З. Т.* Развитие цветка и плода жимолостных // Тр. Бот. ин-та АН СССР. 1951. Сер. 7. Вып. 2. С. 131—169.

*Варминг Е.* Систематика растений. М., 1898. Т. 2. 840 с.

*Веттштейн Р.* Руководство по систематике растений. Высшие растения (скрытосемянные). М., 1912. Т. 2. Ч. 2. 501 с.

*Гаммерман А. Ф., Никитин А. А., Николаева Т. Л.* Определитель древесин по микроскопическим признакам. М.; Л., 1946. 143 с.

*Голубкова В. Ф.* Заметка о роде *Heptacodium* Rchd. из семейства *Caprifoliaceae* Juss. // Нов. сист. высш. раст. 1965. С. 230—236.

*Голубкова В. Ф.* Новые комбинации рода *Zabelia* (Rehd.) Makino семейства *Caprifoliaceae* // Нов. сист. высш. раст. 1972. С. 256—267.

*Митина Л. П.* Дискуссионные вопросы систематики семейства жимолостных // Пути повышения урожая плодовых культур и винограда. Одесса, 1968. С. 139—143.

*Митина Л. П.* Палинологические данные к систематике и филогении семейства *Caprifoliaceae* (жимолостные) // Проблемы палинологии. Киев, 1971. Вып. 1. С. 19—26.

*Оськина Л. Д.* Данные кариологии и система *Caprifoliaceae* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. С. 127—129.

*Оськина Л. Д.* Опыт построения системы жимолостных на основе данных анализа морфологического строя // Бюл. МОИП. 1972. Вып. 77. №6. С. 111—114.

*Оськина Л. Д.* Палинологические данные к построению системы жимолостных // Вопросы систематики покрытосеменных растений. Орджоникидзе, 1976а. С. 66—68.

*Оськина Л. Д.* Система семейства жимолостные // Вопросы систематики покрытосеменных растений. Орджоникидзе, 1976б. С. 33—38.

*Оськина Л. Д.* Система семейства *Caprifoliaceae* в свете данных географии // Цветковые растения. Орджоникидзе, 1978. С. 72—78.

*Снежкова С. А.* Некоторые итоги изучения древесины лиственных пород Дальнего Востока // Тез. докл. I Всесоюз. конф. по анат. раст. Л., 1984. 144 с.

*Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. М.; Л., 1966. 611 с.

*Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

*Хохряков А. П., Мазуренко М. Т.* Эволюция типов побегов у жимолостных // Бюл. ГБС. 1968. Вып. 70. С. 64—69.

*Airy Shaw H. K.* A revision of the genus *Leycesteria* // Kew Bull. 1932. N 4. P. 161—176.

*Airy Shaw H. K.* On a new species of the genus *Silvianthus* Hook. f., and on the family *Carlemanniaceae* // Kew Bull. 1965. Vol. 19. N 3. P. 507—512.

*Airy Shaw H. K.* Willis's Dictionary of the flowering plants and ferns. 7th ed. Cambridge, 1966. 345 p.

*Bailey L. H.* The case of *Diervilla* and *Weigela* // Gent. Herb. 1929. Vol. 2. fasc. 1. S. 24—45.

*Bartling F. T.* Ordines naturales Plantarum. Gottingae. 1830. 498 p.

*Bentham G., Hooker J. D.* Genera Plantarum. 3 vols. v. 2. London, 1867. S. 1—7.

*Bohm B. A., Glennie C. W.* A chemosystematic study of the *Caprifoliaceae* // Can. J. Bot. 1971. Vol. 49. P. 1799—1807.

*Brongniart A.* Enumeration des genres de plantes. Paris, 1843. 136 p.

*Cooper T. B.* A study of the pericycle in the *Caprifoliaceae* // Trans. Bot. Soc. Edinb. 1938. Vol. 32. P. 548—555.

*Cronquist A.* An integrated system of classification of flowering plants. N. Y., 1981. 156 p.

*Dahlgren R.* A system of classification of the angiosperms to be used to demonstrate the distribution of characters // Bot. Not. 1975. Vol. 128. N 1. P. 119—147.

*Dahlgren R.* A revised system of classification of the angiosperms // Bot. J. Linn. Soc. 1980. Vol. 80. N 2. P. 91—124.

*Dahlgren R.* General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics // Nordic J. Bot. 1983. Vol. 3. P. 119—149.

*De Candolle A.-P.* Prodromus systematis naturalis Regni Vegetabilis. Parisiis, 1830. T. 4. 321 p.

*Dippel L.* Handbuch der Laubholzkunde. Berlin, 1889. T. 1. 449 S.

*Donoghue M. J.* Pollen diversity and exine evolution in *Viburnum* and the *Caprifoliaceae* sensu lato // Jour. Arn. Arb. 1985. Vol. 66. N 4. P. 421—469.

*Dumortier B. C.* Analyse des familes des plantes. Tournay, 1829. 104 p.

*Egolf D. R.* A cytological study of the genus *Viburnum* // Jour. Arn. Arb. 1962. Vol. 43. N 2. P. 132—172.

*Endlicher S.* Genera plantarum secundum ordines naturales disposita. Vindobonae. 1836—1840. 73 p.

*Erdtman G.* Palynology // Advances in Bot. Res. 1952. Vol. 1. P. 23—78.

*Erdtman G.* Pollen morphology and plant taxonomy // Bot. Not. 1954. Vol. 1. N 1. P. 72—89.

*Ferguson I. K.* The genera of *Caprifoliaceae* in the Southeastern United States // Jour. Arn. Arb. 1966. Vol. 47. N 1. P. 33—59.

*Fritsch C.* *Caprifoliaceae* // A. Engler, K. Prantl [eds]. Die Natürlichen Pflanzenfamilien. 1891. T. 4. Abt. 4, 5. Leipzig. S. 156—169.

*Fritsch C.* Die Gattungen der Caprifoliaceen // Bot. Centralbl. 1892a. Bd 50. S. 137—139.

*Fritsch C.* Die Gattungen der Caprifoliaceen // Bot. Centralbl. 1892b. Bd 50. S. 168—170.

*Fukuoka N.* Phylogeny of the tribe *Linnaeeae* // Acta phytotax. Geobot. 1968. Vol. 23. N 3—4. P. 82—94.

*Fukuoka N.* Inflorescence of *Linnaeeae* (*Caprifoliaceae*) // Acta phytotax. Geobot. 1969. Vol. 23. N 5—6. P. 153—162.

*Fukuoka N.* Taxonomic study of the *Caprifoliaceae* // Mem. Fac. Sci. Kyoto Univ. Ser. biol. 1972. Vol. 6. N 1. P. 15—58.

*Fukuoka N.* Studies in the systematics of *Caprifoliaceae* // Acta phytotax. Geobot. 1975. Vol. 26. N 5—6. P. 112—132.

*Gasson P.* The identification of eight woody genera of the *Caprifoliaceae* by selected features of their root anatomy // Bot. J. Lin. Soc. 1979. Vol. 78. N 4. P. 267—284.

*Gibbs R. D.* Comparative chemistry and phylogeny of flowering plants // Trans. Roy. Soc. Canada III. Biol. Sci. Sect. 5. 1954. Vol. 48. P. 1—47.

*Giger E.* *Linnaea borealis* L., eine monographische Studie // Beih. Bot. Centralbl. 1913. Bd 30. Abt. 2. S. 1—78.

*Goldberg A.* Classification, evolution and phylogeny of the families of Dicotyledons. Washington, 1986. 314 p.

*Gornall R. J.*, *Bohm B. A.*, *Dahlgren R.* The distribution of flavonoids in the angiosperms // Bot. Not. 1979. Vol. 132. N 1. P. 1—30.

*Graebner P.* Die Gattung *Linnaea* (einschliesslich *Abelia*) // Bot. Jahrb. 1901a. Bd 29. S. 120—145.

*Graebner P.* *Caprifoliaceae* in Diels., Die Flora von Central-China // Bot. Jahrb. 1901b. Bd 29. S. 584—597.

*Gundersen A.* The classificaton of dicotyledons // Torreya. 1939. Vol. 39. N 4. P. 108—111.

*Hara H.* Contributions to the study of variations in the Japanese plants closely related to those of Europe or North America // Jour. Fac. Sci. Univ. Tokyo, 1956. Bot. Ser. 6. P. 343—391.

*Hillebrand G. R.*, *Fairbrothers D. E.* A serological investigation of intragenetic relationships in *Viburnum* (*Caprifoliaceae*) // Bull. Torr. Bot. Club. 1969. Vol. 96. N 5. P. 556—567.

*Hillebrand G. R.*, *Fairbrothers D. E.* Phytoserological systematic survey of the *Caprifoliaceae* // Brittonia. 1970a. Vol. 22. N 2. P. 125—133.

*Hillebrand G. R.*, *Fairbrothers D. E.* Serological investigation of the systematic position of the *Caprifoliaceae*. I. Correspondence with selected *Rubiaceae* and *Cornaceae* // Amer. Jour. Bot. 1970b. Vol. 57. N 7. P. 810—815.

*Hisauri K.*, *Hara H.* On the genus *Zabelia* Makino // Jour. Jap. Bot. 1954. Vol. 29. N 5. P. 34—39.

*Höck F.* Beitrage zur Morphologie, Gruppirung und geographischen Verbreitung der Valerianaceen // Bot. Jahrb. 1882. Bd 3. S. 1—73.

*Höck F.* Zur systematischen Stellung von *Sambucus* // Bot. Centralbl. 1892. Bd 51. S. 233—234.

*Horne A. S.* A contribution to the study of the evolution of the flower, with special reference to the *Hamamelidaceae*, *Caprifoliaceae* and *Cornaceae* // Trans. Linn. Soc. Ser. 2. Botany. London, 1914. Vol. 8. N 7. P. 239—309.

*Hutchinson J.* The families of flowering plants. 2 vols. Dicotyledons. Oxford, 1926. Vol. 1. 456 p.

*Hutchinson J.* The families of flowering plants. 2 ed. 2 vols. Dicotyledons. Oxford, 1959. Vol. 1. 511 p.

*Hutchinson J.* The genera of flowering plants (*Angiospermae*). 2 vols. Dicotyledons. Oxford, 1967. Vol. 2. 659 p.

*Ikuse M., Kurosawa S.* Notes on Sect. *Zabelia* Rehd. of the genus *Abelia* // Jour. Jap. Bot. 1954. Vol. 29. N 4. P. 134—151.

*Janaki Ammal E. K.* Chromosomes and the species problem in the genus *Viburnum* // Curr. Sci. Bangalore. 1953. Vol. 22. N 1. P. 4—6.

*Janaki Ammal E. K., Saunders B.* Chromosome numbers in species of *Lonicera* // Kew Bull. 1952. N 4. P. 539—541.

*Jussieu A. L. de.* Genera plantarum secundum ordines naturales disposita. Parisiis, 1789. 498 p.

*Kurth E. F.* The chemical composition of barks // Chem. Rev. 1947. Vol. 40. P. 33—49.

*Lindley J.* The vegetable kingdom. 3 ed. London, 1853. 908 p.

*McAtee W. L.* Notes on *Viburnum* and the assemblage *Caprifoliaceae* // Bull. Torr. Bot. Club. 1921. Vol. 48. N 5. P. 149—154.

*Melchior H.* Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. 12 ed. Bd 2. Angiospermen. 1964. P. 473—475.

*Metcalfe C. R.* The systematic anatomy of the vegetative organs of the angiosperm // Biol. Rev. 1946. Vol. 21. N 4. P. 159—172.

*Metcalfe C. R.* Notes on the anatomy of *Heptacodium* // Kew Bull. 1952. P. 247—248.

*Metcalfe C. R., Chalk L.* Anatomy of the dicotyledons. 2 vols. Oxford, 1950. Vol. 2. 1500 p.

*Michael P. O.* Vergleichende Untersuchungen über den Bau des Holzes der Compositen, Caprifoliaceen und Rubiaceen // Bot. Jahrb. 1886. Bd 7. S. 50—56.

*Miquel F. A. W.* Flora Indiae Batavae. 1856. Vol. 2. P. 118—128.

*Moissl P.* Vergleichende embryologische Studien über die Familie der *Caprifoliaceae* // Österr. Bot. Zeitsch. 1941. Bd 90. S. 153—212.

*Nakai T.* Tentamen systematics Caprifoliacearum japonicarum // Tokio Imp. Univ. Jour. Coll. Sci. 1921. Vol. 42. Art. 2. P. 1—139.

*Nakai T. Weigela* and its akins in Japan proper and Korea // Jour. Jap. Bot. 1936. Vol. 12. N 1. P. 1—17.

*Nakai T.* Classes, ordines, familiae, subfamiliae, tribus, genera nova quae attinent ad plantas Koreanas // Jour. Jap. Bot. 1949. Vol. 24. N 1. P. 8—14.

*Plouvier V.* Sur l'étude biochimique comparée de quelques Caprifoliacées // Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, 1951. T. 232. P. 1013—1015.

*Porter C. L.* Taxonomy of flowering plants. 2 ed. San Francisco, 1967. 472 p.

*De Poucques M. L.* Etude caryologique de quelques *Viburnum* // Compt. Rend. Soc. Biol. Paris, 1947. T. 141. N 3—4. P. 183—185.

*Rüdenberg I., Green P. S.* A karyological survey of *Lonicera.* 1 // Jour. Arn. Arb. 1966. Vol. 47. N 3. P. 222—247.

*Rüdenberg I., Green P. S.* A karyological survey of *Lonicera.* 11 // Jour. Arn. Arb. 1969. Vol. 50. N 3. P. 449—461.

*Sax K., Kribs D. A.* Chromosomes and phylogeny in *Caprifoliaceae* // Jour. Arn. Arb. 1930. Vol. 11. N 3. P. 147—153.

*Schwerin F., von.* Monographie der Gattung *Sambucus* // Mitt. Deutsch. Dendrol. Ges. 1909. N 18. S. 1—56.

*Schwerin F., von.* Revisio generis *Sambucus* // Mitt. Deutsch. Dendrol. Ges. 1920. N 29. P. 194—231.

*Suneson S.* Zur Embryologie der Gattung *Viburnum* // Bot. Not. 1933. P. 181—194.

*Takhtajan A. L.* Diversity and classification of flowering plants. N. Y., 1997. 643 p.

*Thomas J. L.* The cytology of some cultivated species of *Viburnum* // Jour. Arn. Arb. 1961. Vol. 42. P. 157—164.

*Troll W., Weberling F.* Die Infloreszen der Caprifoliaceen und ihre systematische Bedeutung // Abh. Akad. Wiss. Lit. Mainz. math.-natur. Kl. 1966. N 4. S. 455—605.

*Vatke W.* Ueber die Gattung *Abelia* R. Br. // Österr. Bot. Zeitsch. 1872. Bd 22. S. 290—291.

*Vascular* plant families and genera / Complied by R. K. Brummitt. Kew. 1992. 804 p.

*Wagenitz G.* Die systematische Stellung der *Rubiaceae* // Bot. Jahrb. 1959. Bd 79. S. 17—35.

*Weberling F.* Morphologische Untersuchungen zur Systematik der Caprifoliaceen // Abh. Acad. Wiss. Lit. Mainz. Math.-naturw. 1957. S. 1—50.

*Weberling F.* Zur systematischen Stellung der Caprifoliaceen Gattung *Kolkwitzia* Graebn. // Blumea. 1966. Bd 14. N 2. S. 333—336.

*Wilkinson A. M.* Floral anatomy and morphology of some species of the genus *Viburnum* of the *Caprifoliaceae* // Amer. J. Bot. 1948a. Vol. 35. N 5. P. 455—465.

*Wilkinson A. M.* Floral anatomy and morphology of some species of the tribes *Linnaeeae* and *Sambuceae* of the *Caprifoliaceae* // Amer. Jour. Bot. 1948b. Vol. 35. P. 365—371.

*Wilkinson A. M.* Floral anatomy and morphology of some species of the tribe *Lonicereae* of the *Caprifoliaceae* // Amer. Jour. Bot. 1948c. Vol. 35. P. 261—271.

*Wilkinson A. M.* Floral anatomy and morphology of *Triosteum* and of the *Caprifoliaceae* in general // Amer. Jour. Bot. 1949. Vol. 36. N 6. P. 481—489.

## SUMMARY

Literature data on the history of the family *Caprifoliaceae* and some of its genera in particular are presented. The data on the structure of vegetative and generative organs were used by different authors during the period of 1789—1997 in order to make the system of this family. Relationships of the family are observed.

---

УДК 582.532 (265.53) Бот. журн., 2001 г., т. 86, №7

© О. А. Мочалова

# РОД *POTAMOGETON* (*POTAMOGETONACEAE*) В МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ

O. A. MOCHALOVA. THE GENUS *POTAMOGETON* (*POTAMOGETONACEAE*)
OF THE MAGADAN REGION

Институт биологических проблем Севера
685000 Магадан, ул. Портовая, 18
ibn@online.magadan.su

Получено 11.05.1999
Окончательный вариант получен 04.11.2000

Приведены сведения о 17 видах *Potamogeton* и их распространении на северном побережье Охотского моря и в бассейне верхнего течения р. Колымы.

Ключевые слова: флора, *Potamogeton*, распространение, северное побережье Охотского моря, бассейн р. Колымы.

В данной статье предпринята попытка критически пересмотреть данные о распространении видов *Potamogeton* на территории, ограниченной на севере и западе административными границами Магаданской обл., а на востоке — водоразделом рек Омолон и Коркодон. Рассматриваемая территория относится к 3 флористическим районам по районированию А. П. Хохрякова (1985): Прибрежно-Охотскому, водораздельному Охотско-Колымскому и Колымскому. По районированию, принятому в сводке по флоре Дальнего Востока (Сосудистые..., 1985—1997), эта территория соответствует 2 флористическим районам: Охотскому (северная и часть центральной ОХОТИИ), включающему северное побережье Охотского моря в пределах Магаданской обл. и Колымскому (КОЛЫМА), в который входит бассейн верхнего течения р. Колымы, граница между этими районами проходит по водоразделу рек Охотского бассейна и бассейна р. Колымы.

Во «Флоре Магаданской области» (Хохряков, 1985) приведено 14 видов *Potamogeton*, из которых 12 распространены в бассейне верхней Колымы и(или) на Охотском побережье. Сведения о местонахождениях рода рдестов имеются у А. Н. Беркутенко (1987), Беркутенко с соавт. (1989, 1990), Хохрякова (1987, 1989), Н. Н. Цвелёва (1987). Однако специального обзора по рдестам региона нет. На основании собственных сборов и обработки Гербарного фонда Института биологических проблем Севера (ИБПС) (MAG), а также просмотра рода *Potamogeton* в гербариях Ботанического института (LE), биологического ф-та Московского государственного университета (МГУ) (MW) и Главного Ботанического сада (MHA), проведены ревизия видового состава и анализ распространения 17 видов рдестов, встречающихся в Охотии и на Колыме. Впервые для области указаны *Potamogeton graminifolius* (Fries)

Fryer, *P. richardsonii* (A. Benn.) Rydb., *P. wolfgangii* Kihlm., а *P. digynus* Wall. ex Hook., *P. obtusifolius* Mert. et Koch, *P. friesii* Rupr. исключены из флоры региона. Для широко распространенных видов рдестов указываются только местонахождения видов, для редких — цитируются этикетки. В случае переопределения уточняются результаты определения (..., Det. ...).

1. *Potamogeton natans* L. Плюризональный вид, входящий в список редких растений Магаданской обл. (Беркутенко, 1987). Основным местообитанием являются долинные озера и старицы. Нередок в пределах Сеймчано-Буюндинской впадины в бассейне р. Колымы, где собирался в 6 озерах, в Охотии вид был найден только дважды. КОЛЫМА, Среднеканский р-н: пос. Сеймчан, совхоз, старица, 10 VIII 1975, А. Хохряков; пос. Сеймчан, оз. Щучье, старица, 13 VIII 1975, М. Мазуренко, А. Хохряков; пос. Верхний Сеймчан, оз. Запасное, 18 VIII 1982, М. Мазуренко, А. Хохряков; пос. Сеймчан, оз. Зап. Куропахское, 20 VIII 1982, А. Хохряков; пос. Верхний Сеймчан, озеро, 26 VIII 1982, А. Хохряков; Средний кордон Сеймчанского лесничества Магаданского заповедника, озеро, 4 VIII 1989, А. Беркутенко. ОХОТИЯ, Ольский р-н: р. Яма в 35 км от устья, небольшое озерко, 20 X 1938, В. Васильев (LE); Сердякские озера (водораздел рек Сердяк и Ола), тундровое озеро, 1 VII 1996, А. Кондратьев, Det. М. Хорева. Особо отмечу последнее «нетипичное» местонахождение, где *P. natans* произрастает в зарастающем тундровом озере среди осоково-пушицевых кочкарников.

2. *P. gramineus* L. Циркумполярный вид с большими разрывами в ареале. В области достаточно широко распространен и в Охотии (4 местонахождения), и на Колыме (6). Встречается по старицам, озерам, по рекам на участках с медленным течением, растет на мелководьях и на глубине более 1 м. Наземной формы не обнаружено. Очень полиморфный вид, в пределах которого выделяют множество внутривидовых таксонов, ранг которых трактуется различными авторами по-разному. Следуя В. Г. Папченкову (1997), *P. gramineus* рассматривается как группа близкородственных видов, т. е. наиболее крупным внутривидовым таксонам придается видовой ранг (*P. graminifolius* (Fries) Fryer, *P. wolfgangii* Kihlm.). В гербарии ИБПС многие образцы *P. gramineus* были первоначально определены как *P. alpinus*, *P. tenuifolius*, так как на гербарных листах отсутствуют генеративные органы или же представлено очень мало материала. КОЛЫМА, Среднеканский р-н, окр. пос. Сеймчан (оз. Зап. Куропахское, старица около совхоза); Ягоднинский р-н, пос. Дебин. ОХОТИЯ, Ольский р-н: р. Тауй (между селами Балаганное и Талон); р. Студеная (бассейн р. Ямы). 2 листа из ОХОТИИ отвечают диагнозу *P. gramineus* L. s. str. Ольский р-н, оз. Чистое (песчано-илистый участок мелководья, 2 VIII 1997, О. Мочалова; там же, старица около ручья Учесан, 3 VIII 1997, О. Мочалова).

3. *P. graminifolius* (Fries) Fryer — КОЛЫМА, Среднеканский р-н: 11 км трассы Ороек—Глухариное, 16 VII 1979, М. Мазуренко, С. Ершова, Det. В. Папченков; с. Колымское, р. Эльген, затон с илистым дном, 14 VII 1996, О. Мочалова. ОХОТИЯ, Ольский р-н: р. Кава, 6 км выше ручья Халкинджа, на реке, 4 VII 1983, П. Жмылев, А. Хохряков, Det. В. Папченков.

4. *P. wolfgangii* Kihlm. — КОЛЫМА, Охотско-Колымский водораздел, Хасынский р-н, верховья р. Буюнды, озеро на высоте 950 м над ур. м., 15 VII 1981, Г. Антропова, Det. В. Папченков.

5. *P. tenuifolius* Rafin. (= *P. alpinus* Balb. subsp. *tenuifolius* (Rafin.) Hult.). Широко распространенный в области вид, нередко определявшийся как *P. alpinus* Balb., и часто не различавшийся с ним. Следуя Н. Н. Цвелёву (1987) и С. К. Черепанову (1995), мы рассматриваем *P. alpinus* и *P. tenuifolius* как самостоятельные виды. Они различаются по строению плодиков, кроме того, *P. alpinus* в отличие от *P. tenuifolius* чаще имеет плавающие листья, его подводные листья более широкие и соцветия более рыхлые. Границы ареалов этих арктобореальных видов считаются не вполне выясненными (Мяэметс, 1979). Однако основная область распространения у этих видов

разная: у циркумполярного *P. tenuifolius* — Северо-Восточная Азия и Сев. Америка, у евразиатского (циркумполярного?) *P. alpinus* — Европа, причем С. В. Юзепчук (1934) считает, что последний на Дальнем Востоке отсутствует. В области более широко распространен *P. tenuifolius*, он обычен в континентальных колымских районах (9 местонахождений), нередок и в Охотии (6). Этот же вид указывается и в основных определителях (Цвелёв, 1987; Кашина, 1988). Однако Хохряковым (1987) приводится не только *P. tenuifolius*, но и *P. alpinus* и для Колымы и для Охотии. Образцы из Охотии повторно были переопределены как *P. tenuifolius*. Основными местообитаниями обоих видов являются участки с медленным течением, затоны на крупных равнинных реках, преимущественно более глубоководные участки. *P. tenuifolius* Rafin. собирался на КОЛЫМЕ в Среднеканском р-не в окр. пос. Сеймчан (оз. Запасное, оз. Верхнесеймчанское, старица в пойме р. Колымы у аэропорта, озеро на 15 км трассы Сеймчан—Среднекан, зарастающая старица на р. Эльген); на ГМС Коркодон (оз. Карасевое); около пос. Ороек (пойменное озеро); в Охотском р-не Хабаровского края (верховья р. Кулу (истоки Колымы), близ устья р. Нанганджи); в ОХОТИИ в Ольском р-не на реках Тауй (окр. пос. Талон), Кава (в 15 км ниже ручья Икримун), Челомджа (старица в среднем течении), Ола (озерко около пос. Ола), Студеная (бассейн р. Ямы).

6. *P. alpinus* Balb. известен только из 2 пунктов на КОЛЫМЕ. Среднеканский р-н: пос. Сеймчан, пристань, 2 IX 1973, А. Беркутенко, А. Хохряков; 11 км трассы Ороек—Глухариное, 16 VII 1979, М. Мазуренко, С. Ершова, А. Хохряков.

7. *P. praelongus* Wulf. Циркумполярный вид, очень редкий в области. Известно 1 местонахождение в ОХОТИИ (Ольский р-н, пос. Янский, озеро, 12 IX 1983, А. Хохряков) и 1 — в верховьях р. Колымы (Хабаровский край, Охотский р-н, верховья р. Кулу, озерко близ устья р. Нанганджи, 27 VII 1983, Г. Антропова, А. Хохряков, Det. О. Мочалова).

8. *P. perfoliatus* L. Плюризональный, очень полиморфный вид, являющийся одним из наиболее обычных в области. В Сев. Америке обитает близкий к нему *P. richardsonii* (A. Benn.) Rydb. До сих пор нет однозначного мнения, распространен ли на Дальнем Востоке только *P. perfoliatus* или *P. perfoliatus* и *P. richardsonii*. Так, в американских флорах (Porsild, Cody, 1980; Hitchcook et al., 1990) указывается, что последний произрастает только в Сев. Америке. Он также отсутствует во флоре Японии (Ohwi, 1965). Н. Н. Цвелёв (1987) считает *P. richardsonii*, распространенный на Дальнем Востоке, в Японии и Китае, синонимом ранее описанного восточноазиатского вида *P. sachalinensis* (Lévl.) Lévl. и отмечает, что этот вид часто принимают за узколистную разновидность *P. perfoliatus*. *P. richardsonii* отличается слабым ветвлением, более удлиненной формой листьев и формой плодиков. Не вызывающие сомнений экземпляры *P. richardsonii* были собраны автором в 1999 г. на Командорских о-вах (Камчатская обл., Алеутский р-н, о. Беринга, озера в долинах рек Половина, Каменка). Во флоре Магаданской обл. преобладает *P. perfoliatus*, однако часть образцов соответствует признакам *P. richardsonii*. Ex aff. *P. perfoliatus* более обычен в Охотии, где отмечен в 6 пунктах, причем на р. Кава, оз. Чистом и р. Белой вид является массовым, также нередок на Колыме. КОЛЫМА, Среднеканский р-н: ГМС Коркодон (Карасевое озеро); пос. Ороек (пойменное озеро); пос. Сеймчан (оз. Зап. Куронахское); Охотско-Колымский водораздел: Хасынский р-н: оз. Черное (220 км Колымской трассы); Эликчанские озера (оз. Гранд, оз. Верхнее). ОХОТИЯ, Ольский р-н: р. Кава (в 15 км ниже ручья Икримун, в 8 км выше ручья Халкинджа), озера Чистое, Глухое, Тонерындя (бассейн р. Малкачан); р. Белая (приток р. Ланковая).

9. *P. richardsonii* (A. Benn.) Rydb. По морфологическим признакам этому виду отвечают 2 гербарных образца из ОХОТИИ, Ольский р-н: р. Кава, устье р. Чукча, 30 VI 1983, П. Жмылев, А. Хохряков, Det. О. Мочалова; окр. пос. Янский, в озере, 13 IX 1983, А. Хохряков, Det. О. Мочалова. Дополню, что растения из оз. Чистого и

вытекающей из него р. Белой очень полиморфны и сочетают в себе признаки обоих видов.

10. *P. sibiricus* A. Benn. и *P. subsibiricus* Hagstr. — в области распространены только в континентальных колымских районах. Объем этих видов трактуется по-разному. Цвелёв (1987) рассматривает *P. sibiricus* A. Benn. как циркумполярный вид, включающий в себя описанные в качестве самостоятельных видов *P. subsibiricus* Hagstr. (с низовьев р. Енисея) и *P. anadyrensis* V. Vassil. (бассейн р. Анадырь), которые являются, по мнению автора, формами, сформировавшимися вследствии обитания в суровых климатических условиях. Юзепчук (1934) и позднее Л. И. Кашина (1988) во флоре Сибири приводят *P. sibiricus* и *P. subsibiricus* в качестве самостоятельных видов, характеризуя первый как восточно-сибирский эндемичный мало изученный вид, а *P. subsibiricus* — арктический сибирско-дальневосточный вид. Однако, *P. subsibiricus* приводится для Аляски (Hulten, 1968) и для бассейна р. Маккензи в Сев. Америке (Cody, 1996). *P. sibiricus* — КОЛЫМА, Среднеканский р-н: 11 км трассы Ороек—Глухариное, 16 VII 1979, М. Мазуренко, С. Ершова, А. Хохряков; ГМС Коркодон, Карасевое озеро, 4 VIII 1979, А. Хохряков; пос. Верхний Сеймчан, озеро, 26 VIII 1982, А. Хохряков.

11. *P. subsibiricus* Hagstr. КОЛЫМА, Среднеканский р-н: пос. Сеймчан, 15 км трассы на Среднекан, маленькое озеро, 26 VIII 1979, С. Ершова, А. Хохряков, Det. В. Папченков.

12. *P. berchtoldii* Fieb. Циркумполярный вид с разрывом ареала на западе Сев. Америки. Один из наиболее распространенных рдестов в области. Чаще встречается в озерах как старичного, долинного типа, так и в тундровых, предпочитая озера олиготрофного типа, особенно мелководные. Также растет на медленно текущих участках рек, где нередко растения имеют более узкие и продолговатые листья. В Охотии известен из 5 местонахождений, на Колыме — из 7. Хотя вид встречается нередко, но зарослей не образует. К примеру, в озере на мысе Алевина (п-ов Кони, Ольский р-н) был зарегистрирован в 1989 г. В 1993, 1994 гг. там не отмечался и только в 1997 г. был найден повторно, несмотря на ранние сроки (конец июня). КОЛЫМА, Среднеканский р-н: пос. Ороек (пойменное озеро); окр. пос. Сеймчан (озеро на 15 км трассы на Среднекан); болотистая мочажина около совхоза; р. Эльген (лужа на заливном лугу); ГМС Коркодон (Карасевое озеро); Сусуманский р-н: пос. Аян-Юрях (пойменное озеро). ОХОТИЯ, Ольский р-н: р. Кава (озеро в 18 км выше ручья Омылен); оз. Чистое (старица в устье ручья Учасан); оз. Топерындя (бассейн р. Малкачан); о-в Завьялова (озеро в кустарничково-осоковой тундре).

13. *P. pusillus* L. Плюризональный вид, гораздо реже встречающийся в области, чем *P. berchtoldii*. Нередко как *P. pusillus* определялись молодые или мелкие экземпляры *P. berchtoldii*. Судить о распространении *P. pusillus* очень трудно, так как эти виды часто не различались. Единственный не вызывающий сомнений образец имеется из ОХОТИИ: Ольский р-н, пос. Янский, в озере, 13 IX 1983, А. Хохряков. В остальных сборах преобладают молодые только вегетативные экземпляры. КОЛЫМА, Среднеканский р-н: пос. Сеймчан, пойма р. Колымы, старица, 2 IX 1973, М. Мазуренко, А. Хохряков; пос. Сеймчан, совхоз, старица, 10 VIII 1975, А. Хохряков; пос. Сеймчан, Куронахское озеро, 20 VIII 1982, О. Хохрякова, А. Хохряков. ОХОТИЯ, Ольский р-н: пос. Талон, берег заводи р. Тауй, 8 IX 1982, А. Хохряков.

14. *P. borealis* Rafin. Восточносибирско-североамериканский низкоарктический вид, нередкий в Охотии. E. Hulten (1968) рассматривает его как северную расу *P. filiformis* Pers. — *P. filiformis* Pers. var. *boreale* (Raf.) St. John. Характеризуется наиболее широкой экологической амплитудой, встречается в пресной, слабосоленой воде. Достаточно обычен в устьях рек, в пресно-соленых приморских озерах. Также собирался в реках, нередко на участках с быстрым течением. Известно 8 местонахождений в Охотии, 5 из них — в солоноватой воде, а также 1 местонахождение на Колыме. Видимо, распространен шире, но пропускался при сборах. КОЛЫМА,

Сусуманский р-н: верховья р. Таскан, ручей Веселый, озерцо в осоковнике, 20 VIII 1981, А. Хохряков. ОХОТИЯ, Ольский р-н: устье р. Яны (озерко в тундре, 15 VIII 1930, В. Васильев (LE)); р. Нерпичья (22 VIII 1930, В. Васильев (LE)); устье р. Сивуч (18 IX 1938, В. Васильев (LE)); р. Мотыклейка; р. Сиглан на п-ове Кони; р. Студеная в бассейне р. Ямы, Ямская губа (мочажина в устье р. Малкачан, пресно-соленые озера на приморских косах в 8 км южнее устья р. Малкачан и на мысе Иретский).

15. *P. maackianus* A. Benn. Восточносибирско-дальневосточный вид, очень редкий в области, известный только с р. Кава (ОХОТИЯ). Первоначально приводится А. П. Хохряковым (1987) для р. Кавы («собран однажды в медленно текущей протоке»), но данный сбор найти не удалось. *P. maackianus* также указывается Цвелёвым (1987), но на основании других сборов: «Ольский; р. Кава выше с. Кунтук; долина; окт. 1838; Соколов Ф.». В MAG имеется единственный образец — Ольский р-н: р. Кава около границы с Хабаровским краем, долинное озеро, авг. 1899, К. Регель, Det. О. Мочалова.

16. *P. pectinatus* L. Плюризональный вид, известен единственный сбор этого вида из области. ОХОТИЯ, Ольский р-н: Ольский лиман, озерко в западной части, 19 VIII 1938, Ф. Соколов, В. Васильев (LE).

Для области, по литературным источникам, приводятся следующие еще 4 вида, образцы которых не найдены в гербариях ИБПС, БИН, ГБС и МГУ.

1. *P. digynus* Wall. ex Hook. — указания для Охотии имеются в 3 работах. Первое упоминание встречается у Хохрякова (1987) — для р. Кава: «*P. digynus* Wall. ex Hook. fil. (или очень похожий) — с длинными черешками плавающих и погруженных листьев, отличающийся от обычного *P. tenuifolius* овально-ромбическими, резко переходящими в черешок пластинками». Однако в гербарии ИБПС имеется лист *P. tenuifolius*, по срокам и месту сбора соответствующий времени работы Хохрякова и подписанный им как *Potamogeton* sp. Позднее, на основании этого указания, рдест включен в список редких растений области (Беркутенко, 1987): «между пос. Балаганое и Талон, 7 IX 1983, А. Хохряков». *P. digynus* fil. является юговосточноазиатским видом, наиболее близким к *P. distinctus* A. Benn., распространенному на Дальнем Востоке значительно южнее (юг Камчатки, Приморье, Хабаровский край). Цвелёв (1987) не исключает, что *P. distinctus* является более поздним синонимом *P. digynus*. Видимо, *P. digynus* может быть исключен из списка флоры области.

2. *P. obtusifolius* Mert. et Koch. — циркумполярный вид, единственное указание на местонахождение на р. Колыме примерно около устья р. Сугой (Цвелёв, 1987). *P. obtusifolius* распространен значительно южнее, известен с юга Камчатки и низовьев р. Зеи. Видимо, его указание ошибочно.

3. *P. friesii* Rupr. — циркумполярный вид, указанный Хохряковым (1987) для р. Колымы. Сборы этого вида из области не найдены, его ближайшее местонахождение — на юге Камчатки (Цвелёв, 1987). Видимо, указание ошибочно.

4. *P. compressus* L. — евразиатский вид, который в Сев. Америке замещается очень близким видов *P. zosterifolius* Schum. Приводится Хохряковым (1987) для устья р. Сугой (Колыма). Образцы не найдены, но он нередок в северных регионах, его ближайшие местонахождения — центральная Камчатка и окр. пос. Охотск (Цвелёв, 1987). Указание требует подтверждения.

Таким образом, в Магаданской области на Североохотском побережье и в бассейне р. Колымы распространены 17 видов *Potamogeton* (см. таблицу), один из которых (*P. compressus*) приводится только на основании литературных источников. 4 вида (*P. sibiricus*, *P. subsibiricus*, *P. wolfgangii*, *P. compressus*?) распространены только в континентальных районах на Колыме и 2 вида (*P. pectinatus*, *P. maackianus*) — только в Охотии. Среди видов *Potamogeton* преобладают широко распрост-

Распространение *Potamogeton* в Магаданской области

| Виды | Ареал* | Количество местонахождений в области |
|---|---|---|
| *Potamogeton alpinus* Balb. | Евраз. | 2 |
| *P. berchtoldii* Fieb. | Ц | 12 |
| *P. borealis* Rafin. | СбСА | 9 |
| *P. gramineus* L. | Ц | 8 |
| *P. graminifolius* (Fries) Fryer | Евраз. | 3 |
| *P. maackianus* A. Benn. | ВСбД | 1 |
| *P. natans* L. | ПЗ | 8 |
| *P. pectinatus* L. | » | 1 |
| *P. perfoliatus* L. | » | 13 |
| *P. praelongus* Wulf. | Ц | 2 |
| *P. pusillus* L. | ПЗ | 5 |
| *P. richardsonii* (A. Benn.) Rydb. | ДСА | 3 |
| *P. sibiricus* A. Benn. | ВСбД | 3 |
| *P. subsibiricus* Hagstr. | СбД | 1 |
| *P. tenuifolius* Rafin. | СбСА | 16 |
| *P. wolfgangii* Kihlm. | Евраз. | 1 |
| *P. compressus* L. | » | — |

Примечание.* СбСА — сибирско-североамериканский, ДСА — дальневосточно-североамериканский, СбД — сибирско-дальневосточный, ВСбД — восточносибирско-дальневосточный, Евраз. — евразиатский, Ц — циркумполярный, ПЗ — плюризональный.

раненные виды (7) (плюризональные — 4, циркумполярные — 3), 4 вида являются евразиатскими, по 3 вида составляют группы азиатско-американских и азиатских рдестов. К редким в области относятся 5 видов — *P. alpinus*, *P. maackianus*, *P. pectinatus*, *P. sibiricus* и *P. subsibiricus*.

## Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность В. Г. Папченкову, Н. Н. Цвелёву за неоценимую помощь в определении гербарного материала.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Беркутенко А. Н.* Редкие растения Магаданской области // Препринт. Магадан, 1987. 74 с.

*Беркутенко А. Н., Докучаев В. Б., Полежаев А. Н.* Флора и растительность заповедника «Магаданский». Североохотская часть // Препринт. Магадан, 1989. Вып. 1. 57 с.

*Беркутенко А. Н., Полежаев А. Н., Маленина М. О.* Флора и растительность заповедника «Магаданский». Среднеканский участок // Препринт. Магадан, 1990. Вып. 2. 65 с.

*Кашина Л. И.* Сем. Рдестовые — *Potamogetonaceae* Dumort. // Флора Сибири. *Lycopodiaceae — Hydrocharitaceae*. Новосибирск, 1988. С. 93—105.

*Мяэметс А. А.* Род рдест — *Potamogeton* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 176—196.

*Папченков В. Г.* Заметки о *Potamogeton gramineus* s. l. (*Potamogetonaceae*) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 12. С. 65—76.

*Сосудистые* растения советского Дальнего Востока. Л.; СПб., 1985—1997.

*Хохряков А. П.* Флора Магаданской области. М., 1985. 395 с.

*Хохряков А. П.* Флористические особенности долины р. Кава (северная Охотия) // Экология, распространение и жизненные формы растений Магаданской области // Сб. науч. тр. Владивосток, 1987. С. 38—44.

*Хохряков А. П.* Анализ флоры Колымского нагорья. М., 1989. 152 с.

*Цвелёв Н. Н.* Сем. Рдестовые — *Potamogetonaceae* Dumort. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. Т. 2. С. 317—335.

*Черепанов С. К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

*Юзепчук С. В.* Сем. Рдестовые — *Potamogetonaceae* Engl. // Флора СССР. Л., 1934. Т. 1. С. 229—265.

*Cody W. J.* Additions and range extensions to the Vascular Plant Flora of the Northwest Territories, Canada // The canadian field-naturalist (Canada, Ottawa). 1996. Vol. 110. N 2. P. 260—270.

*Hitchcook C. L.* et al. Flora of the Pacific Northwest. University of Washington press. Seatle and London, 1990. 730 p.

*Hulten E.* Flora of Alaska and neighbonring Territories. Stanford University Press. Stanford, California, 1968. 1053 p.

*Ohwi J.* Flora of Japan. Smithsonian institution, Washington, D. C. 1965. 1521 p.

*Porsild A. E., Cody W. J.* Vascular plants of Continental Northwest Territories, Canada. National Museum of Canada. 1980. 667 p.

## SUMMARY

The revision of the genus *Potamogeton* of the northern coast of the Sea of Okhotsk and Upper Kolyma River drainage is made. 17 *Potamogeton* species are recorded, among them: *P. alpinus* Balb., *P. tenuifolius* Rafin., *P. berchtoldii* Fieb., *P. pusillus* L., *P. borealis* Rafin., *P. natans* L., *P. pectinatus* L., *P. perfoliatus* L., *P. praelongus* Wulf., *P. sibiricus* A. Benn., *P. subsibiricus* Hagstr. *P. gramineus* L. s. l. is extremely variable in this region. It includes *P. gramineus* L. s. str., *P. graminifolius* (Fries) Fryer and *P. wolfgangii* Kihlm. Non-typical samples of *P. perfoliatus* L. that are closely related to *P. richardsonii* (A. Benn.) Rydb. (= ? *P. sachalinensis* (Lévl.) Lévl.) are found in some locations but the latter species needs further study in the Russian Far East. The data on occurrence of *P. maackianus* A. Benn. and *P. compressus* L. needs to be confirmed.

---

УДК 581.14:581.44:582.632.2 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 7

© S. V. Vickulin,[1] E. G. Meñez,[2] O. V. Yakovleva[3]

# LEAF MICROMORPHOLOGY OF *HALOPHILA* (*HYDROCHARITACEAE*)

С. В. ВИКУЛИН, Е. Г. МЕНЬЕЗ, О. В. ЯКОВЛЕВА. МИКРОМОРФОЛОГИЯ ЛИСТА *HALOPHILA* (*HYDROCHARITACEAE*)

[1,3] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
vickulin@SV2351.spb.edu
[2] Smithsonian Institution Botany Department
Washington, D. C., USA

Поступила 24.03.1998
Окончательный вариант получен 30.11.2000

Three Indo-Pacific species of the tropical seagrass genus *Halophila* Thouars (*H. ovalis*, *H. decipiens* and *H. minor*) are analysed in terms of their leaf micromorphology. They are often found sterile and additional — scanning electron microscope (SEM) features of the leaf blade may clarify the separation of taxa. The possible ecomorphological significance of the ring-like structures — annuli — of the *H. ovalis* and the leaf trichomes of *H. decipiens* is discussed in the light of their correlation with the particular marine habitats of each species.

Key words: SEM, micromorphology, seagrass, leaf surface, epidermis, *Halophila*.

A scanning electron microscope (SEM) micromorphological analysis of the leaf surface pattern of the tropical Indo-Pacific species of the seagrass *Halophila* Thouars genus: *H. ovalis* (R. Br.) Hook., *H. decipiens* Ostenf. and *H. minor* (Zoll.) den Hartog was undertaken for systematic purposes. We use here the SEM approach to the study of leaf surface structures for systematic purposes following current widespread tradition of stomatography and epidermal-cuticular analysis in sense of A. L. Takhtajan (ref. in Баранова, 1986; Baranova, 1992) which was first established by Stace (1965) and was further developed by Dilcher (1974), Wilkinson (1979), Barthlott (1990) and Baranova

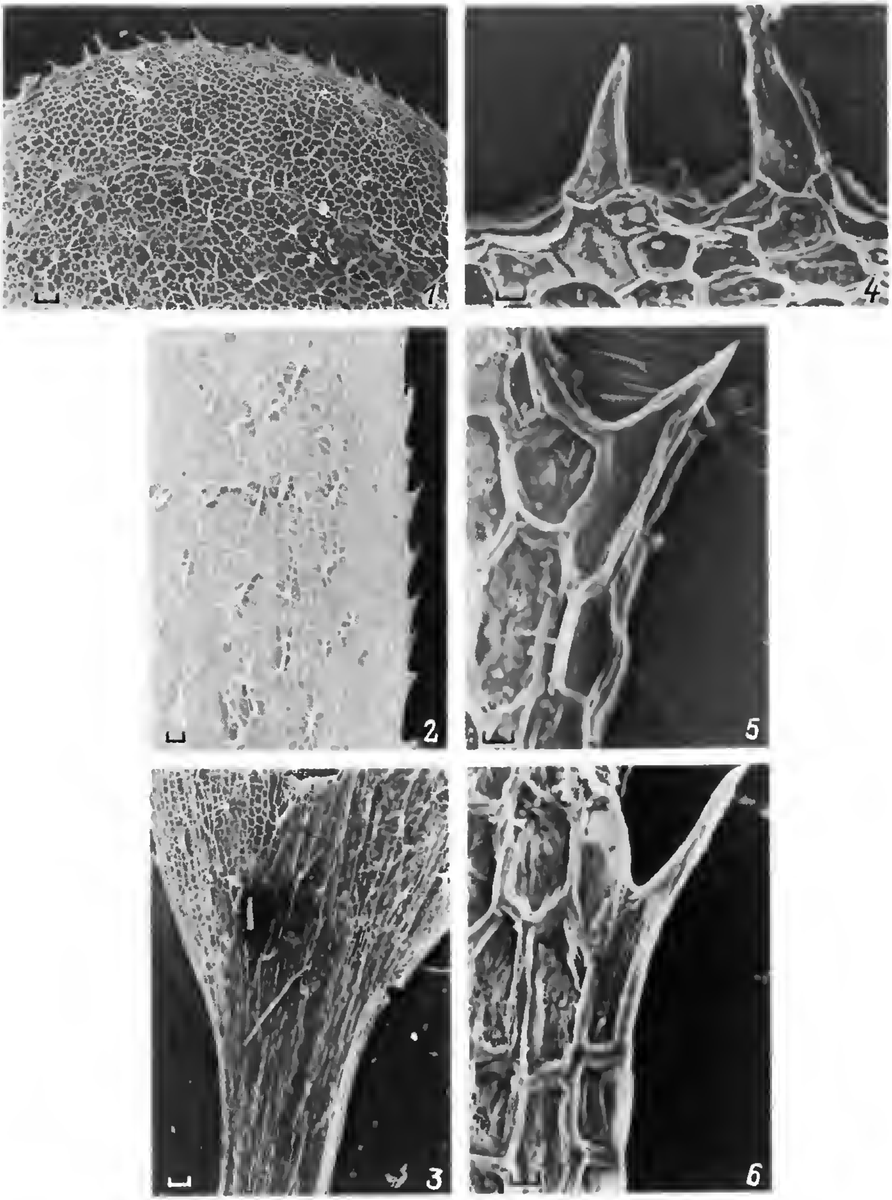


Plate I. SEM photographs of the blade surface of *Halophila decipiens*.

*1—6* — macro and microfeatures of lamina, including apical (*1, 4*), middle (*2, 5*) and basal (*3, 6*) leaf surface details. Note microdentate (viz. serrate) margin with unicellular «prickle hairs» (*4—6*); *4—6* — close up of marginal «prickle hairs» is a magnification of the microserration of leaf margin (compare with *1, 2, 3*). Scale bar: *1, 2, 4—6* — 10 mkm; *3* — 100 mkm.

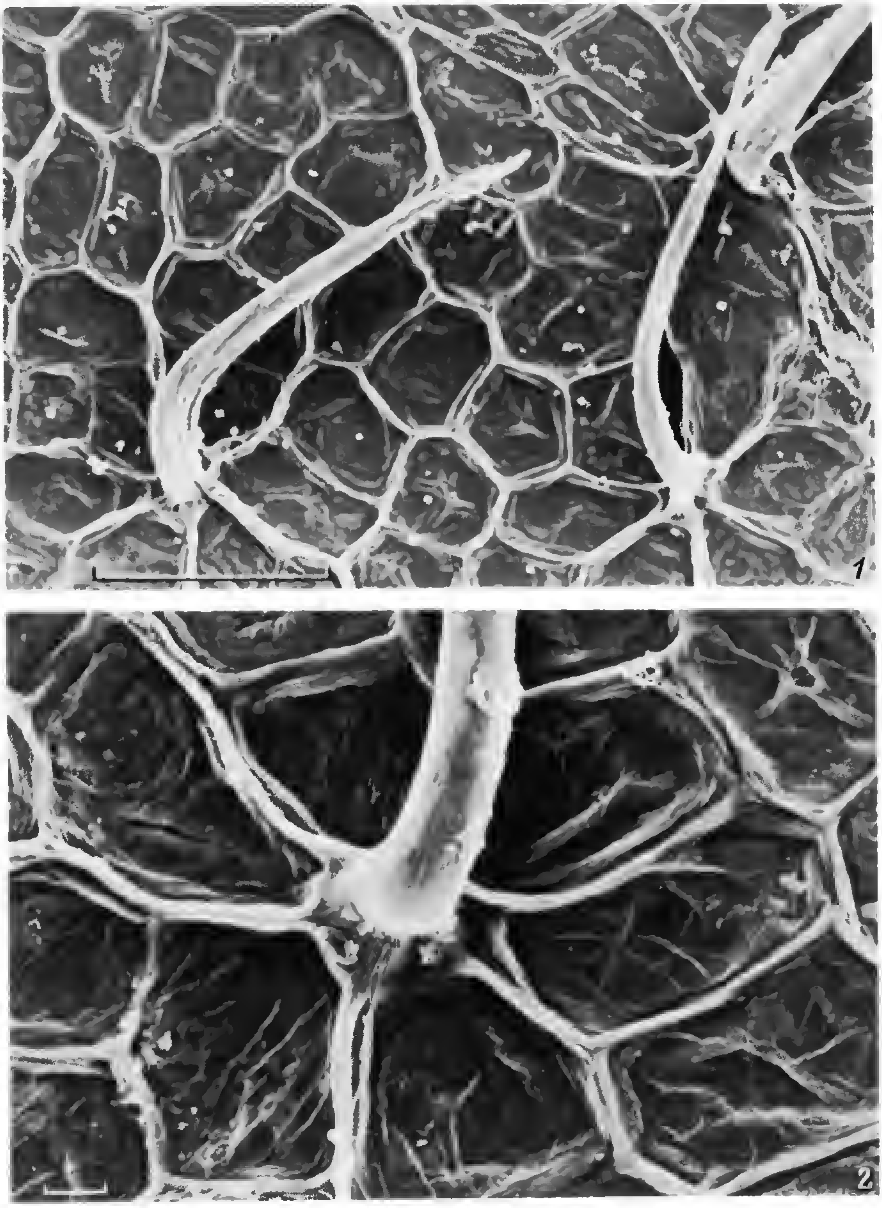


Plate II. SEM photographs of the trichomes of *Halophila decipiens*.

*1* — outline of external leaf blade surface with a well developed unicellular curved hairs (=trichomes); *2* — close up of trichome base surrounded by a collar of epidermal cells. Scale bar: *1* — 100 mkm, *2* — 10 mkm.

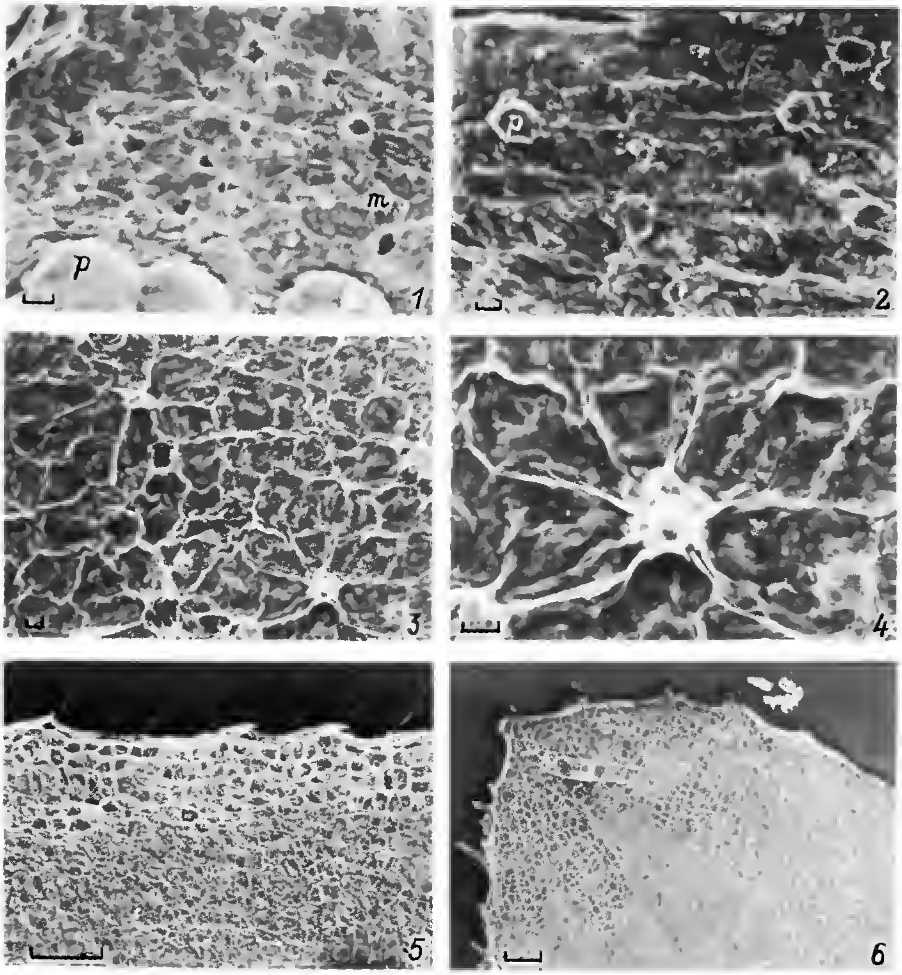


Plate III. SEM photographs of the leaf blade and scale surfaces of *Halophila minor*.

*1* — outer surface; *2* — papillae; *3, 4* — short trichomes; *5* — leaf margin with irregular serration; *6* — atrichomateous leaf surface. *m* — micropores; *p* — papillae. Scale bar: *1—4* — 10 mkm; *5, 6* — 100 mkm.

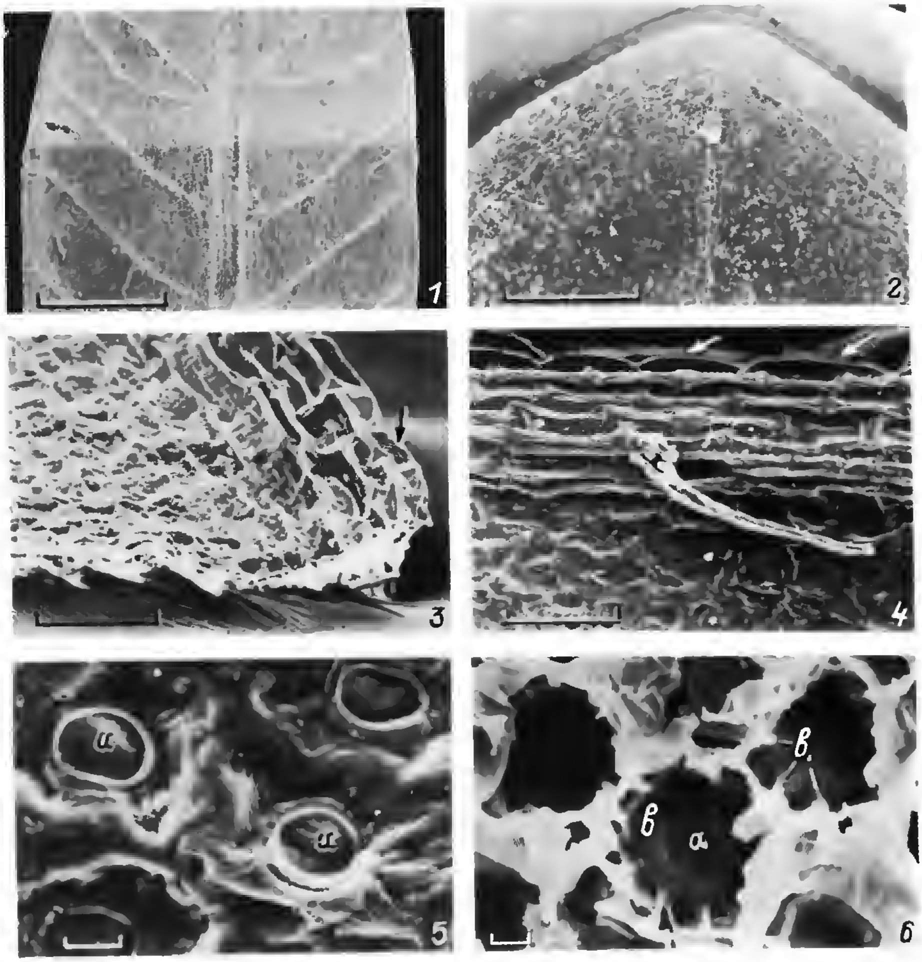


Plate IV. SEM photographs of the leaf blade surface of *Halophila ovalis*.

*1, 2* — medial and apical details of lamina (note intramarginal vein); *3, 4* — leaf blade margin, note unicellular smooth microserration *(arrows)*; *5* — external surface view of epidermis; *6* — internal surface view, note annuli, buttressing. *a* — annuli, *b* — buttressing. Scale bar: *1, 2* — 1000 mkm; *3, 4* — 100 mkm; *5, 6* — 10 mkm.

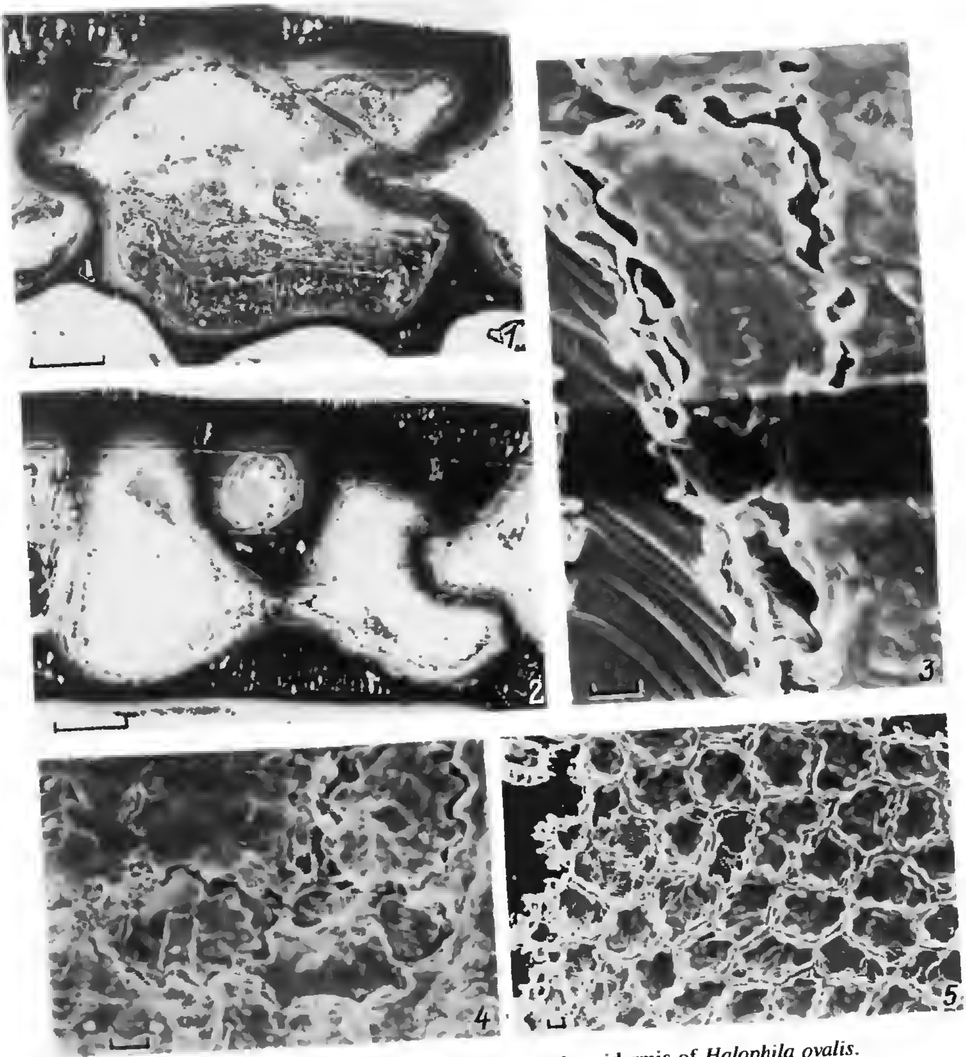


Plate V. Configuration of undulated leaf blade epidermis of *Halophila ovalis*.

*1, 2* — cross section view (TEM) at low magnification (×1000) through epidermal cell confirming SEM complex configuration of *the cell* (*1* — medial and *2* — tangential parts of the cell); *3—5* — SEM view of partly macerated epidermal cells (*3, 4* — outer; *5* — inner surface views). Scale bar: *1, 2* — 5 mkm; *3—5* — 10 mkm.

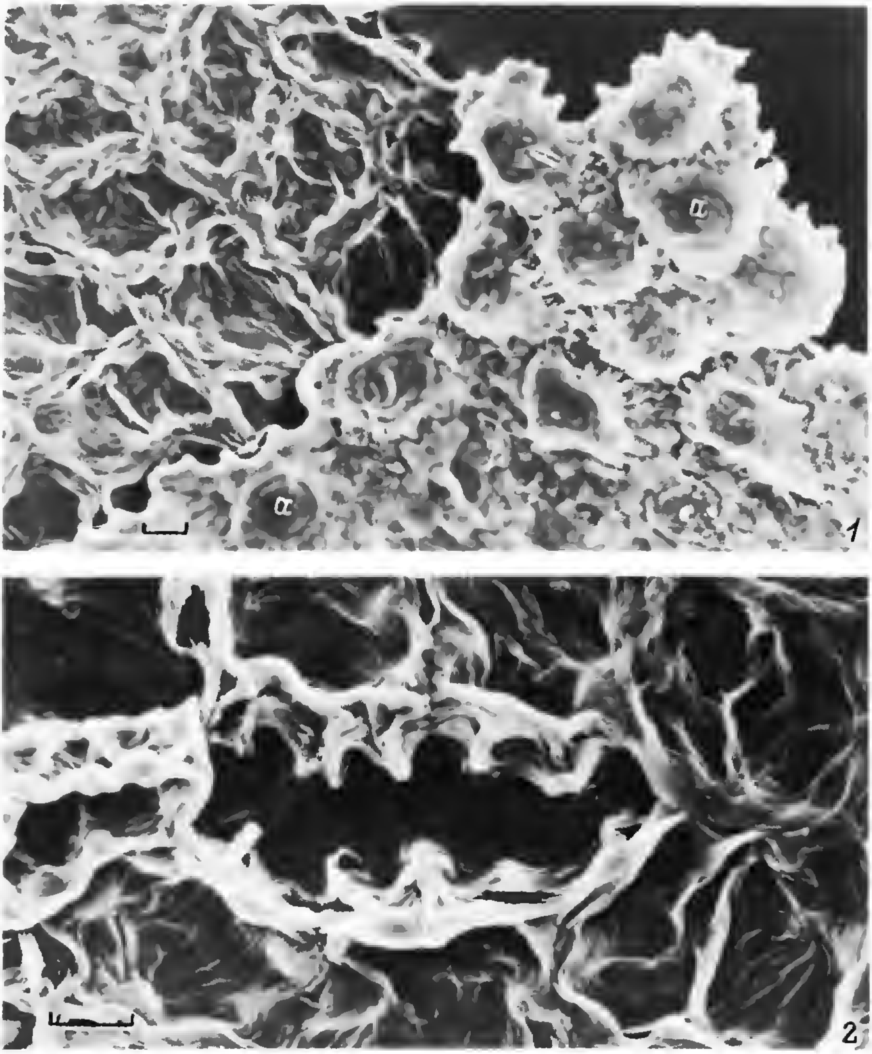


Plate VI. SEM external and internal views of surfaces of the epidermis of *Halophila ovalis*.

*1* — double celled leaf blade with both external and internal cell visible surfaces, note annuli and highly buttressed cell margin; *2* — individual epidermal cell with periclinal cell wall removed by special treatment with the chromium trioxide (CrO$_3$) and / or hydrofluoric acid (HF), internal view. *a* — annuli. Scale bar: *1, 2* — 10 mkm.

*К с. 83*

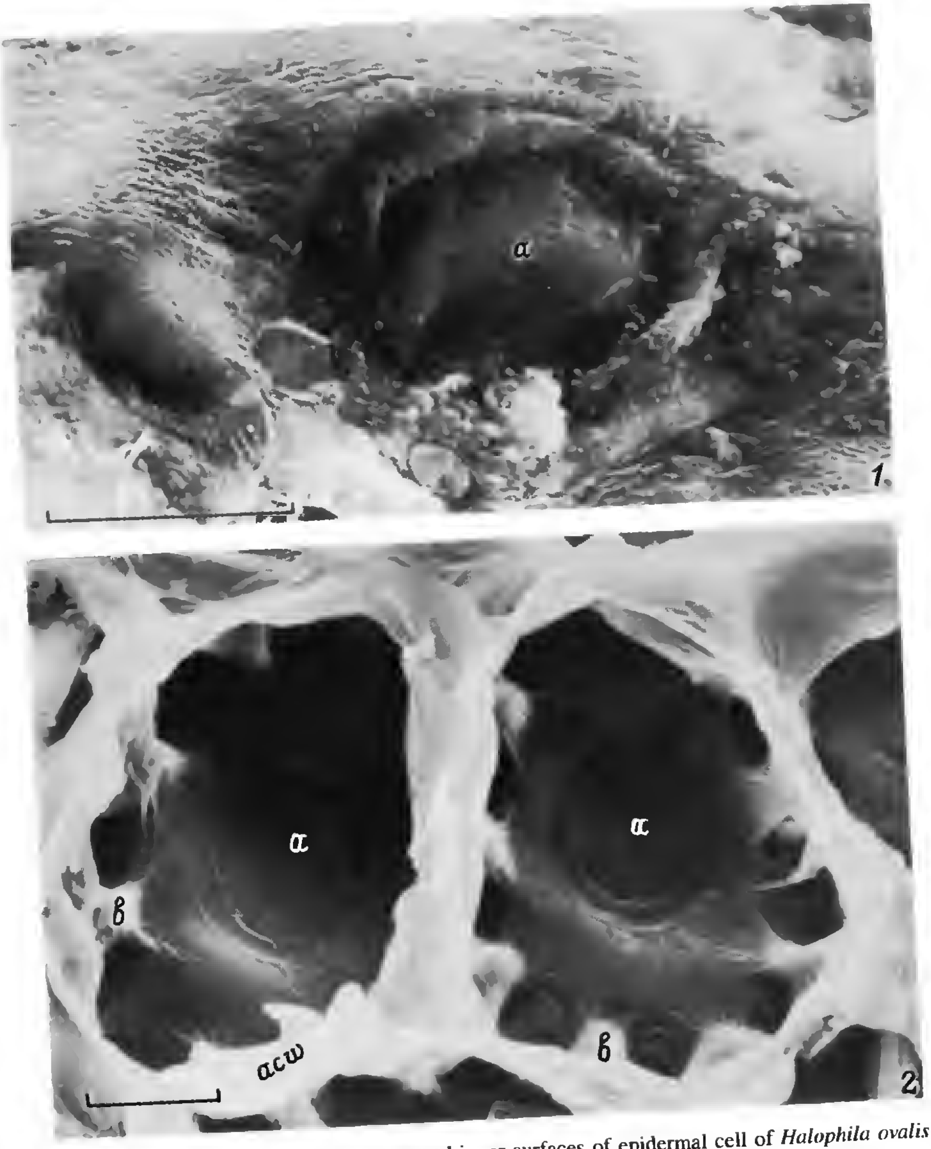


Plate VII. SEM close up views of outer and inner surfaces of epidermal cell of *Halophila ovalis*.

*1* — an outer view of the periclinal surface of an individual epidermal cell, note annulus as a double ring; *2* — inner view of the periclinal surfaces of two adjacent epidermal cells, note highly developed buttressing projecting support for a straight anticlinal cell walls and distinctive cuticular striations radiating out from the buttressing structures. *a* — annulus, *acw* — anticlinal cell wall, *b* — buttressing. Scale bar: *1, 2* — 10 mkm.

(1986, 1992) for both extant and extinct plants. The seagrasses are often found sterile and they seem to be morphologically plastic. Additional micromorphological vegetative features are required for the proper identification of the species of *Halophila* (Sachet, Fosberg, 1973; den Hartog, 1970; Phillips, Meñez, 1988). Moreover, SEM fine structural details may provide a means of relating structure to function and offer additional insights into ecological parameters.

Previous micromorphological studies on seagrasses have revealed peculiarities of the epidermal cells which distinguish them from terrestrial phanerogams (Solereder, 1913; Birch, 1974; Tomlinson, 1980, 1982; Culter et al., 1982; Vickulin et al., 1995a, b). P. Tomlinson (1980, 1982) states, in relation to the species of *Halophila*, that there are sufficient microscopic features of the vegetative anatomy, such as the ring-like annulus in the outer epidermal cell walls, to permit a clear separation of the taxa. It is hoped that a micromorphological analysis of the leaf blade will provide additional useful characters for systematic purposes, which may to complement considerations of fertile *Halophila* specimens with a male and female flowers (Meñez, Calumpong, 1985).

This study is based on material of the three abovementioned species of *Halophila* deposited at the herbarium of V. L. Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences (BIN RAS) in St. Petersburg, Russia. Special attention was given to the extraordinary epidermal characters of the extremely eurybiontic species *H. ovalis* (R. Br.) Hook, such as the «ring-like areas» or «annuli» in the periclinal surface walls, and to the specific configuration of the anticlinal walls viz. (buttressing). Pertinent taxonomic comments and an ecomorphological hypothesis as to the purpose of the unicellular hairs in the sciophilous *H. decipiens*, which occurs from the water surface down to a depth of 85 m, are given. The electron microscope illustrations here will perhaps stimulate further SEM micromorphological studies of seagrasses. In this paper we wish to introduce the application of leaf surface features in *Halophila* to the solution of taxonomic problems and to species identification, and to indicate the main lines of research that should be followed in this field.

## Material and methods

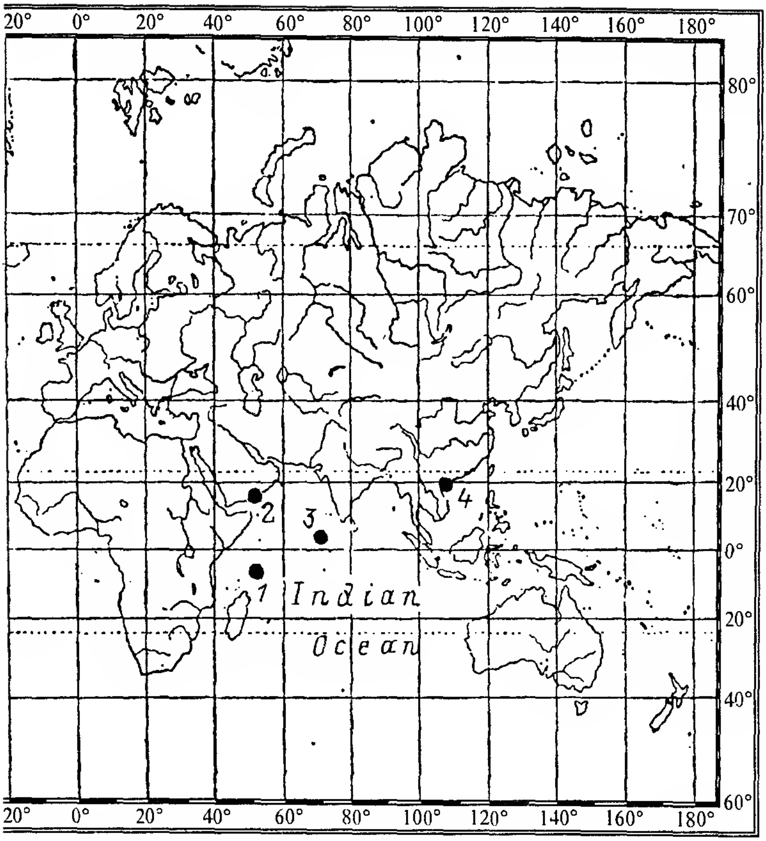
The study of epidermal characters was made almost exclusively on herbarium specimens of *Halophila ovalis* (R. Br.) Hook., *H. decipiens* Ostenf. and *H. minor* (Zoll.) den Hartog at the V. L. Komarov Botanical Institute Herbarium (LE). For references see the map of geographical locations for herbarium specimens (Map).

*Halophila decipiens* (LE)
«N 418, Indian Ocean, lifted up by dredge, 40 m deep; sand bank (shoal) Saia de Mal'ia of Mascarene underwater mountain ridge, 19 Aug. 1981, coll. N. Tzvelev, S. Zhilin and E. Gabrielian; det. N. Tzvelev, as „*Halophila* sp." («*ovalis?*»)», translated from Russian by S. Vickulin, refer also to Н. Н. Цвелёв (1982: 18).

*H. ovalis* (LE)
«Ex Herbarium musei Britannici, N 2505, Half mile South of Wally settlement, NW coast of Masirach, Oman (Arabia), soft sand, dries at low water springs, June, 1976, colld. J. Pettitt.», original text of J. M. Pettitt.

*H. ovalis* (LE)
«Ex Herbarium musei Britannici, N 760, Lagoon reef near Jetty, Hitaddu, Addu Atoll, Maldive Islands, (Indian Ocean), medium-grained sand, 50 yds off shore, 4—6 ft deep, colld. J. M. Pettitt, new record for the Maldive Islands!» (original text of J. M. Pettitt).

*H. minor* (Zoll.) den Hartog (= *H. ovata* Gaudich.) (LE)
«N 299, province Quang Ninh Ba Mun, SR Vietnam, N 21° 05′, E 107° 35′, on the sand while low tide, 11 trip of Russian research ship „Academician A. Nesmeianov",



Map, showing geographical locations of herbarium specimens of *Halophila* stidied in this paper.
*1* — Madagascar, Mascarenian underwater mountain ridge (*H. decipiens*); *2* — Oman, sand coast of Masirach (*H. ovalis*); *3* — Maldive islands, lagoon reef (*H. ovalis*); *4* — Vietnam, sand beach (*H. minor*).

23 March 1987, coll. L. Averyanov and E. Kudriavtseva, det. in the field as *H. beccarii*, later — det. L. Averyanov as *H. ovata* Gaudich.», translated from Russian by S. Vickulin.

Additional seagrass reference material from the United States National Herbarium (US) at Smithsonian Institution (Washington, D. C., USA), was shown to senior author (S. Vickulin) by Smithsonian seagrass curator Dr. E. G. Meñez to verify the identification of the abovementioned species of seagrasses utilised. In most cases, herbarium material was satisfactory for SEM leaf surface study. For some of the specimens used, surface wax and epibionts were removed using hydrofluoric acid (HF) and chromium trioxide ($CrO_3$). Observation of epidermal features by means of the stereomicroscope (viz. binocular) or the compound light microscope can be sufficient (Solereder, 1913). Nevertheless, the high resolution of illustrations obtained by the SEM make its use advisable. In addition, the SEM can help in the definition of trichome types, to reveal micropores and papillae on the leaf scales and to demonstrate the inner cuticular surface, showing the inside view of the periclinal epidermal cell wall with highly buttressed anticlinal cell walls. The SEM viewing of the outer and inner surfaces of leaf cuticles is routine in the so-called taxonomic «cuticular morphology» of leaves both living and fossil — both Angiosperms and Gymnosperms (e. g. for latest references see: Carpenter, 1994; Stockey, Frevel, 1997; Vickulin, 1999). The SEM research was conducted by S. Vickulin at the V. L. Komarov Botanical Institute (BIN RAS). Standard procedures were followed for scanning electron microscopy (SEM) and two to four specimens of each species were examined. Leaf material was prepared by clearing with hydrofluoric acid (HF) and treatment with 10% aqueous chromium trioxide, often with gentle heating. Cuticle envelopes were neutralised with either 10% aqueous ammonia or KOH after maceration with $HNO_3$ + $KClO_3$ and mounted on stubs for SEM analysis. For observation of the epidermal surfaces of *Halophila*, leaf blade portions or whole leaf were mounted on stubs using double-sided sticky tape and sputter coated with 15 nm of gold. They were then viewed and photographed on JEOL 35C SEM using energy beams of 14—16 kV. Transmission Electron Microscopy (TEM) was used only just as a complimentary addition to verify a general configuration of epidermal anticlinal cell walls on cross section at low magnification of × 1000. Material for TEM was prepared by O. V. Yakovleva, using the standard procedures of glutaraldehyde fixation, rinsing, osmic acid post fixation, embedding in Epon-Araldite mixture, ultra-thin sectioning and lead citrate staining before examination using TEM. The methods of SEM as well as TEM preparations were described earlier in detail (Vickulin, 1999; Vickulin et al., 1995a, b).

## Results

Trichomes (pl. I, *1, 2*; II, *1, 2*). Abundant well-developed unicellular trichomes occur only in *H. decipiens*, while *H. minor* possesses some weakly differentiated trichomes, which should rather be called differentiated trichomatous papillae (compare with pl. III, *3, 4*). On the contrary, in *H. ovalis* they are completely absent. The eglandular unicellular hairs (trichomes) of *H. decipiens* are mostly curved, with a finely striate surface (pl. II, *1, 2*); apex acute to obtuse; trichome base embedded in the epidermis, surrounded by a basal collar of 5—6 upwardly inclined, finely oblong epidermal cells (pl. II, *2*).

Scale leaves (squamulae). These were not observed ultrastructurally in most species, but it is seen by SEM, that the scale surface in *H. minor* is perforated with micropores (pl. III, *1*), the average diameter of which is 5 μ and that the scale surface carries short cuticular papillae (i. e. bubble-like projections of surface cuticular material) with a diameter of 7—10 μ (pl. III, *2*).

Epidermal surface (pl. IV—VII). In *H. ovalis*, surface views of the epidermis show a pronounced staining of the ring-like area in the periclinal surface walls of the epidermal cells — «annuli». The annulus encloses central area (pl. IV, *3, 5*; VII, *1, 2*). The inner surface view of the epidermis also confirms the presence of annuli (pl.VII, *2*). Annuli are completely absent from *H. decipiens* and might be present in *H. minor*.

Anticlinal cell walls were studied in *H. decipiens* and *H. ovalis*. Their outline differs in such that *H. decipiens* shows quite straight (pl. I, *1—6*; II, *1, 2*), while *H. ovalis* (pl. IV, *5, 6*; V, *1—5*) highly sinuous in anticlinal walls surface view. The SEM view of the anticlinal cell walls of *H. ovalis* shows that they (acw) are highly buttressed (pl. IV, *4, 6*; VII, 2). No pores nor trichome bases have been observed on the surface of *H. ovalis* using SEM. Medial (pl. V, *1*) and tangential (pl. V, 2) TEM cross sections confirmed the complicated configuration of the epidermal cell wall observed by SEM.

Epicuticular striations. In *H. ovalis*, SEM shows secondary sculpturing of the periclinal cell wall, in the form of very distinctive epicuticular striations, which radiate from the buttressing structures of the anticlinal cell walls (pl. VII, *2*). Although striations may be seen very conspicuously all over the inside of the cuticular surface, they distinctly radiate from the buttressing structures. Striations may be responsible for a high mechanical rigidity of outer epidermal cell wall.

Leaf margin. In *H. ovalis* (pl. IV, *1—4*) and *H. minor* — the leaf margin is entire, but it has unicellular microserration in *H. decipiens*. SEM shows two types of marginal prickle hairs (pl. I, *1—6*) in the lamina of *H. decipiens*, the first of which is usual for the species (pl. I, *4, 5*), but the second type, which is located closer to the leaf petiole, should be considered as an aberration (pl. I, *6*). Interestingly, in another (nonmarine) member of the *Hydrocharitaceae* — the freshwater *Stratiotes* L. — the latter type (pl. I, 6) is usual (Tomlinson, 1982; Vickulin, personal observation). Apical marginal hairs show differentiated basal part (pl. I, *4*), as in the case of *Stratiotes* species. Such «prickle-hairs» multi- or unicellular, are of widespread occurrence in Monocotyledons (Tomlinson, 1980, 1982; Cutler, 1992). The above results are summarized in table.

## Discussion

Since the reproductive parts of the 10 recognised species of *Halophila* are often poorly known (den Hartog, 1970; Phillips, Meñez, 1988; Calumpong, Meñez, 1997), their classification may be based primarily on microscopic features of the vegetative structures of the leaf blade surface, which up to now are also poorly investigated for *Halophila* even on the light microscopy level (Phillips, Meñez, 1988). Since new taxa continue to be discovered, the presentation of some additional microscope features will be of immense value for futher research.

The details of trichome structure have not yet been investigated by SEM in any existing species of *Halophila*. Among the three species studied here, only *H. decipiens* possess well-developed trichomes (pl. II, *1, 2*), while *H. minor* has only weakly differentiated trichomatous papillae (pl. III, *3, 4*) and *H. ovalis* has no trichomes on the leaf surface. Further research should aim to provide comparative detailed descriptions of the trichomes of all *Halophila* species that possess them, such as *H. balfourii* Soler., *H. decipiens*, *H. engelmanii* Asch., and *H. spinulosa* (R. Br.) Asch. (Tomlinson, 1982).

Another character of the epidermal cell wall is the undulating outline in outer surface view (pl. V, *3—5*). It is demonstrated here, that *H. decipiens* possesses straight anticlinal cell walls (pl. I, *1—6*), as — *H. stipulacea* (Forssk.) Asch., which was confirmed earlier by LM (Tomlinson, 1980, 1982). However, *H. stipulacea* has 4—5 cells in the trichome epidermal collar, while according to our study, the epidermal collar of the *H. decipiens* trichome (pl. II, 2) consists usually of 5—6(6) cells. The type of leaf blade margin is a useful character for the identification of the leaves of the higher plant (Hickey, Wolfe, 1975). At the light microscopic level, the margin of the leaf of *H. decipiens* is described as «with extremely fine teeth» (Littler, Littler, 1997). SEM data reinforce this statement for *H. decipiens* and show specific unicellular marginal «prickle hairs» (pl. I, *1, 2, 4—6*), which distinguish the abovementioned taxa from both *H. ovalis* and *H. minor*, with their entire leaf blade margin. Moreover, these — *H. ovalis* and *H. minor* show microserration on their leaf margins visible only with the aid of SEM (pl. III, *5, 6*).

Another poorly investigated epidermal feature is the so-called annuli of *H. ovalis*, which may be considered as functional vestiges of stomata We do not accept W. Birch's (1974) interpretation of annuli as trichome scars, since even from a purely morphological point of view, trichomes in *Halophila* are located over the intercellular spaces (cf. pl. II, *1, 2*), while annuli are located only in the central position of the periclinal cell wall of the epidermis. The annuli might be compared with some highly specialised pores (Linsbauer, 1930), which presumably may serve e. g. to release the mucilage secretion from the cells (pl. V, *3, 5*; VI, *1*; VII, *1, 2*).

With our present knowledge of seagrasses, it is not possible to be dogmatic about the functions of all the structures of *Halophila* leaves. However, they are obviously influenced by submerged deep water marine conditions «down to a depth 85 m» for *H. decipiens* according to C. den Hartog (1970). The leaf material in question (LE) which we (viz. Meñez and Vickulin) have established here as *H. decipiens*, was collected near the Mascarene Islands (Indian Ocean) in 1981 by N. Tzvelev, S. Zhilin and E. Gabrielian from 40 m deep (Цвелёв, 1982) and was at that time provisionally determined by N. Tzvelev as «*Halophila* sp.» (for ref. see text of herbarium label in section: «Material» of current paper). W. Birch (1974) described the epidermal cells of *H. ovalis* and demonstrated the annulus, a feature first commented on by Solereder (1913). A further account of the annulus structure is given here. We consider that W. Birch's suggestion (1974), that the annuli represent vestigial scars of trichomes, is debatable. A more likely suggestion that the annuli may represent the functional vestiges of stomata. Normal stomata are completely absent, of course in all seagrasses. The central position of the annuli on the surface of the periclinal wall of the epidermal cells disagres with the position of trichomes (hairs) at the interjunction of epidermal cells, where the hairs of *H. decipiens* are located (pl. I, *1, 2*; II, *1, 2*).

We consider additionally, that on the leaf blade, the annuli may have serve as pathways for the transport of mucilage carbohydrates out of the cell, as was earlier shown in TEM cross sections by Y. Naidoo et al. (1990), who studied only the squamula scales of *H. ovalis*. The mucilage may serve to counteract both the physiological drought of salinities at high tides and air-exposition at low tides. We also speculate that, from a morphofunctional point of view, strongly developed buttressing of the anticlinal cell wall may serve to compensate for the fact that the leaf blade consists of only the two epidermal layers of cells. Such a composition of the *Halophila* leaf blade may strengthen it to withstand either deep water habitation or wave activity on the seashore.

Since *Halophila* does not have mesophyll between the two epidermal layers, exept the spaces adjacent to the central vein, or midrib (Tomlinson, 1980, 1982), anticlinal cell wall cuticular buttressing with well-developed epicuticular striations may serve to compensate for the lack of mesophyll and to strengthen mechanical rigidity to withstand wave action. For reference regarding distribution of «buttressing», which seems to be correlated with the degree of cuticular xeromorphy in at least in some xerophytes (viz. rainforest *Proteaceae*) see also R. Carpenter (1994, fig. 27, 36, 40, 49, 59, 60, 68, 77, 92, 147, 157, 159, 162, 185, 191, 193). The most highly buttressed cw (fig. 157) in R. Carpenter (1994) is especially similar to that of *Halophila* in question (pl. VII, *2*).

Although our present understanding of leaf ultrastructure in seagrasses permits no functional generalization, it could be hypothesized that in *Halophila*, such structures as leaf hairs and annuli may serve as osmoregulatory organ responsible for the transfer of the ion stream. It is interesting to compare the ecological tolerance of the species studied here and how it is correlated with leaf surface microcharacteristics and with their depth distribution.

Thus.

1) *H. minor* occupies the most shallow waters within a depth range of 0 to 2 m (den Hartog, 1970; Phillips, Meñez, 1988) in the sequence of habitats amongst species of the genus. It tolerates heavy sedimentation at lower eulittoral and uppermost sublittoral conditions. In this species trichomes are weakly differentiated (pl. III, *3, 4*).

2) *H. ovalis* is the most eurythermic of all seagrasses — it occupies habitats from the tropics up to warm temperate waters. Usually, it grows strictly within the range of 2—10 m depths (den Hartog, 1970; Phillips, Meñez, 1988). This species possess a well-developed annulus and sinuous, highly buttressed anticlinal cell walls (pl. VII, *1, 2*).

3) The most conspicuous micromorphological features of the leaf blade in *H. decipiens* are well-developed unicellular trichomes and a unicellular microdentate leaf margin bearing one-celled «prickle hairs». It usually grows at depths of 10—30 m (den Hartog, 1970; Phillips, Meñez, 1988), but in very clear water may descend down to 50 m and even 85 (!) m according to C. den Hartog (1970).

The abovementioned data are summarised in table.

## Conclusion

Further research, which the authors are planning to continue, should concentrate on the observation of the features of leaf microarchitecture in the 7 remaining species of *Halophila* to create a complete picture of micromorphological adaptations to various marine environments over a whole range of geographical distributions world-wide, and to clarify the systematics, using SEM epidermal features, of *Halophila* species, most of which are rarely found in the generative stage (i. e. with flowers or seeds) in terms of their vegetative micromorphology and anatomy (Palmer, Gerbeth-Sones, 1986; Wurdack, 1986). Such investigations may help to solve the complicated problems in the taxonomy of this genus and designation of the debatable family *Halophilaceae*.

Micromorphological features of the leaf surface in some species of seagrass *Halophila* (*Hydrocharitaceae*)

| Species | Ecogeographical characters | | | Leaf characters | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Biotolerance | Depth | Geographical distribution | Leaf blade margin | Trichomes | Annulus | Epidermal anticlinal cell wall features |
| *Halophila minor* (= *H. ovata*) | Tolerates heavy sedimentation | 0—2 m (not below 2 m depth): lower eulittoral and uppermost sublittoral | Distribution centre: South China Sea, occurs also in Indo-West Pacific | Mostly entire, irregular serration | Very rare, weakly differentiated, unicellular | Annulus might be present | Weakly undulated in surface view |
| *H. ovalis* | Eurythermic | 2—10 m (not below 10 m depth) | Indo-West Pacific coasts of East Africa, Red Sea, South Asia, and Australia | Entire | Absent | Well developed | Sinuous in surface view, highly buttressed from inner cuticular view |
| *H. decipiens* | Euryhaline | Usually, 10—30 m, in very clear water to 50 and even 85 m(!) according to den Hartog (1970) | The only truly Pantropic seagrass species incl. Indo-Pacific and Caribbean | Serrate, unicellular, microdentate leaf edge, viz. bearing «prickle-hairs» | Common, frequent, well developed, with 5—6 cells of basal collar, unicellular | Absent | Straight in surface view |

This paper was delivered on 26th of September 1997 by the principal author (Dr. Sergei V. Vickulin) as a 45 min lecture in the English language at a Seminar of the Department of Botany of Smithsonian (Washington, D. C., USA) and also as a 30 min Russian language lecture on 18 December 1997 at a joint seminar of the Anatomy, Morphology and Palaeobotany Sections of the Russian Botanical Society (St. Petersburg, BIN RAS).

## Acknowledgements

Thanks are due to Dr. Ch. Jeffrey (RBG, Kew, UK, currently at BIN RAS, St. Petersurg) for his most helpful revising of the English text and for his invaluable comments and support which enabled the completion of this manuscript. The senior authors would like to thank A. Takhtajan, N. Tzvelev, A. Bobrov for their assistance in providing herbarium specimens of *Halophila* in the BIN RAS.

The senior author would like to express his appreciation to the technicians of BIN RAS: L. Kartzeva and N. Chentzova for their technical help with the SEM; also to T. Abramova for her invaluable assistance in cuticle maceration and light microscopy. We appreciate the assistance provided by the Botany Department, Smithsonian Institution, Washington, D. C. (USA); and the travel support and grant allowance of the Office of Fellowships and Grants of the Smithsonian Institution to S. Vickulin, which enable him to work on seagrasses at the Smithsonian for 1 month in September 1997 during short-term research visit to USA. Very special thanks are due to

D. Wasshausen, D. Nicolson, M. Faust, R. Faden, D. Littler, M. Littler, G. Proctor, J. Wurdack, S. Yankovsky, B. Brooks (Smithsonian Institution, Washington). The authors are also grateful to L. Foster, and I. and J. Rotschi, V. Rodzianko and D. Grigorieff. For his invaluable collaboration, guidance and friendship, the senior author (S. Vickulin) would like to express his gratitude to R. Phillips.

## REFERENCES

*Баранова М. А.* Сравнительно-стоматографическое исследование сем. *Chlorantaceae* // Проблемы палеоботаники. Л., 1986. С. 12—19.

*Цвелёв Н. Н.* Семейство водокрасовые (*Hydrocharitaceae*) // Жизнь растений. Цветковые растения. М., 1982. Т. 6. С. 17—24.

*Baranova M.* Principles of comparative stomatographic studies of flowering plants // Bot. Rev. 1992. Vol. 58. N 1. P. 49—103.

*Barthlott W.* Scanning electron microscopy of the epidermal surface in plants // Scanning electron microscopy (SEM) in taxonomy and functional morphology. Syst. Ass. Oxford, 1990. Special Vol. N 41. P. 69—83.

*Birch W. R.* The unusual epidermis of the marine angiosperm *Halophila* Thou. // Flora. Jena, 1974. Bd 163. H. 5. S. 410—414.

*Calumpong H. P., Meñez E. G.* Field guide to the common mangroves, seagrasses and algae of the Philippines. Makati City, Philippines, 1997. 197 p.

*Carpenter R. J.* Cuticular morphology and aspects of the ecology and fossil history of North Queensland rainforest Proteaceae // Bot. Journ. Linn. Soc. London, 1994. Vol. 116. N 4. P. 219—230.

*Cutler D. F., Alvin K. L., Price C. E.* The plant cuticle // Publ. Linn. Soc. London, 1982. Symp. Ser. N 10. 461 p.

*Cutler D. F.* Vegetative anatomy of *Ophiopogoneae* // Bot. Journ. Linn. Soc. London, 1992. Vol. 110. N 4. P. 385—419.

*Dilcher D. L.* Approaches to the identification of angiosperm leaf remains // Bot. Rev. 1974. Vol. 40. N 1. 157 p.

*Hartog C. den.* The seagrasses of the world. Amsterdam, 1970. 275 p.

*Hickey L. J., Wolfe J. A.* The bases of angiosperm phylogeny: vegetative morphology // Ann. Missouri Bot. Garden. 1975. Vol. 62. N 3. P. 538—589.

*Linsbauer K.* Die Epidermis // Handbuch der Pflanzenanatomie. 1. Abteilung. 2. Teil: Histologie. Berlin, 1930. Bd 4. Lief. 27. 284 S.

*Littler D. S., Littler M. M. Halophila decipiens* Ostenfeld. P. 125 // An illustrated marine flora of the Pelican Cays, Belize // Bull. Biol. Soc. Washington, 1997. N 9. 149 p.

*Meñez E. G., Calumpong H. P. Halophila decipiens*, an unreported seagrass from the Philippines // Proceed. Biol. Soc. Washington, 1985. Vol. 98. N 1. P. 232—236.

*Naidoo Y., Lawton J. R., Barnabas A. D., Coetzee J.* Ultrastructure and cytochemistry of squamulae intravaginales of the marine angiosperm, *Halophila ovalis* // South African Journ. Bot. 1990. Vol. 56. N 5. P. 546—553.

*Palmer P. G., Gerbeth-Jones S.* A scanning electron microscope survey of the epidermis of East African grasses. IV. Washington, 1986. 120 p. (Smithsonian Contr. Bot. N 62).

*Phillips R. C., Meñez E. G.* Seagrasses. Washington, 1988. 104 p. (Smithsonian Contr. Marine Sci. N 34).

*Sachet M. H., Fosberg F. R.* Remarks on *Halophila* (*Hydrocharitaceae*) // Taxon. 1973. Vol. 22. N 4. P. 439—443.

*Solereder H.* Systematish-anatomische Untersuchung des Blattes der Hydrocharitaceen // Beih. Bot. Centralblatt. 1913. Bd 30. H. 1. S. 24—104.

*Stace C. A.* Cuticular studies as an aid to plant taxonomy // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Bot. 1965. Vol. 4. N 1. P. 1—78.

*Stockey R. A., Frevel B. J.* Cuticle micromorphology of *Prumnopitys* Philippi (*Podocarpaceae*) // Int. Journ. Plant Sc. 1997. Vol. 158. N 2. P. 198—221.

*Tomlinson P. B.* Leaf morphology and anatomy in seagrasses. P. 7—28 // Handbook of seagrass biology. New York; London, 1980. 353 p.

*Tomlinson P. B. Helobiae* (*Alismatidae*, including the seagrasses) // Anatomy of the Monocotyledons. Oxford, 1982. Vol. 7. 559 p.

*Vickulin S. V.* Palaeogene leaf compressions of myrtaceous affinity from Pasekovo, Middle Russian Upland, southern European Russia // Bot. Journ. Linn. Soc. London, 1999. Vol. 131. N 1. P. 65—98. With 92 figures. Internet: http: // www.idealibrary.com [article ID: bojl. 1999. 0241].

*Vickulin S. V., Zhilin S. G., Yakovleva O. V., Phillips R. C.* Early Oligocene zosteroid leaves from the western part of the Russian Plain // Бот. журн. 1999a. Т. 80. № 1. С. 3—10 (in english).

*Vickulin S. V., Yakovleva O. V., Zhilin S. G.* Xeromorphic features of the leaves of seagrass *Zostera kiewiensis* Schmalh. (Early Oligocene, Ukraine) // Paleontol. Journ. 1995b. Vol. 29. N 2 A. P. 148—158 (in english).

*Wilkinson H. P.* The plant surface (mainly leaf) // Anatomy of the Dicotyledons. London, 1979. Vol. 1. P. 97—165.

*Wurdack J. J.* Atlas of hairs for Neotropical Melastomataceae. Washington, 1986. 80 p. (Smithsonian Contr. Bot. N 63).

## РЕЗЮМЕ

3 вида тропических бентосных «морских трав» *Halophila*: *H. ovalis*, *H. decipiens*, *H. minor* (*Monocotyledones*, *Helobiae*, *Hydrocharitaceae*) из Индо-Пацифики (шельф Индийского океана и Южно-Китайского моря) были изучены при помощи сканирующего электронного микроскопа (СЭМ). При наблюдении в СЭМ выявлены четкие различия в микроструктуре кутикулярной поверхности листьев этого рода. Морфологические характеристики изученных видов и анализ литературных данных по этому роду позволяют предложить учитывать для системы рода *Halophila* микропризнаки строения края листовой пластинки и особенности морфологии эпидермальных клеток: форму антиклинальных стенок, наличие трихом, количество эпидермальных клеток в основании трихом, а также наличие кольцевой структуры «аннулюс», свойственной фактически только этому роду. Анализ признаков организации листовой пластинки представляется важным, так как виды *Halophila* встречаются достаточно редко в репродуктивном состоянии.

В статье также приведены наиболее важные с точки зрения гидробиологии морфологические признаки изученных видов. Высказаны предположения о возможном функционально-адаптивном значении некоторых из рассмотренных структур в связи с обитанием в морских водах.

---

УДК 581.526.422.3 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 7

**© В. И. Василевич, Т. В. Бибикова**

# ШИРОКОЛИСТВЕННЫЕ ЛЕСА СЕВЕРО-ЗАПАДА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

## 1. Типы дубовых лесов

V. I. VASILEVICH, T. V. BIBIKOVA. NEMORAL FORESTS IN NORTH-WEST OF EUROPEAN RUSSIA. 1. OAK FORESTS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2

Поступила 18.04.2000

Впервые дан обзор разнообразия типов дубовых лесов на территории северо-запада России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). Дубовые леса в этом регионе встречаются в специфических местообитаниях: по берегам Финского залива, в поймах рек, на моренных холмах, сложенных известняковым щебнем, и на возвышенностях с тяжелыми глинами озерно-ледникового происхождения. Выделено 5 растительных ассоциаций дубняков: 1) дубняк снытевый, встречающийся наиболее часто и являющийся коренным типом дубняков на суходолах; 2) дубняк лесновейниковый, развивающийся при пониженной сомкнутости древостоя на более бедных почвах; 3) дубняк костяничный, приуроченный к поймам рек; 4) дубняк олуговелый, являющийся результатом выпаса в разреженных дубняках; 5) дубняк щучковый, приуроченный к наиболее бедным и кислым почвам. Кроме того, выделены 4 небольшие группы описаний: дубняк волосисто-осоковый, дубняк коротконожковый, дубняк крапивный, дубняк черничный. Сравнение с литературными данными показало, что лишь дубняк олуговелый (Scorzonero-Quercetum) не имеет аналогов вне территории Северо-Запада.

Ключевые слова: дубовые леса, растительность северо-запада России, классификация растительности.

Дуб черешчатый (*Quercus robur* L.) имеет на Северо-Западе северную границу своего ареала. По данным А. К. Денисова (1970), она проходит по северу Карельского перешейка, пересекает Ладожское оз. в устье р. Свирь и затем спускается к юго-востоку на ст. Оять, проходит несколько севернее г. Тихвин и уходит в Вологодскую обл. Эта граница северных местонахождений дуба, но не дубовых лесов.

В атлантическое время голоцена, 5—7 тыс. лет назад, когда климат был более теплый и влажный, леса из дуба и других широколиственных пород были распространены значительно шире по территории Северо-Запада, доходя до южной Карелии. В последовавшее за этим похолодание широколиственные леса отступили на юг и сохранились главным образом в специфичных неплакорных местообитаниях: по берегам Финского залива (еще Ю. Д. Цинзерлинг (1932) отмечал, что узкие полоски дубняков встречаются по северному берегу между ст. Лахта и г. Сестрорецк), в поймах рек, на моренных холмах, сложенных известняковой щебенкой, и на так называемых звонцовых возвышенностях с тяжелыми глинами озерно-ледникового происхождения. Сокращение площадей, занятых широколиственными породами, шло интенсивно и в агрикультурное время в результате вырубки, раскорчевки и неумеренного выпаса скота. Те небольшие дубовые рощи, которые остались к настоящему времени, лишь небольшая часть того, что имелось еще 1—1.5 тыс. лет назад.

Хотя широколиственные леса не играют серьезной роли в растительном покрове Северо-Запада, они представляют большой интерес для познания природных закономерностей этого региона. Они составляют существенную долю разнообразия растительности и заслуживают охраны.

Литература по широколиственным лесам Северо-Запада довольно скудная. В работе Цинзерлинга дан обзор всех известных к тому времени местонахождений дубовых лесов. Кроме того, имеется небольшое число статей, посвященных дубовым лесам отдельных небольших по площади районов, из которых трудно получить представление о разнообразии ассоциаций дубняков и их распределении по территории Северо-Запада.

Первые работы, в которых дается характеристика некоторых типов дубовых лесов юга современной Псковской обл., принадлежат М. Ф. Короткому (1912) и П. Алексееву (1912). На них мы подробнее остановимся при характеристике соответствующих ассоциаций дубняков. Н. В. Шипчинский (1926) писал о том, что дубы растут по северному берегу Невской губы, а вместе с ними растут клен, ясень и *Mercurialis perennis*. Л. А. Соколова (1931) приводит данные о некоторых сообществах дубняков в Боровичском и Череповецком округах. В работе В. С. Говорухина, Ф. Н. Милькова (1951) приведены характеристики некоторых типов дубрав южной части Псковской обл. В следующих работах лишь упоминается о наличии дубовых лесов в отдельных районах Северо-Запада: Ф. М. Никишин (1939) — на Валдайской возвышенности, А. А. Ниценко (1965) — в Боровичском р-не, А. И. Северова (1969) — в Старорусском р-не Новгородской обл. З. Е. Антонова, В. С. Жекулин (1975) указывают, что в Новгородской обл. имеется 1.7 тыс. га дубовых лесов.

При исследовании долины р. Волхов в связи со строительством Волховской ГЭС были выявлены и кратко охарактеризованы пойменные дубовые леса в работах Г. И. Ануфриева (1925), В. В. Алабышева (1926), Е. С. Степанова (1926), П. Н. Овчинникова (1926).

Материалами для выполнения данной работы послужили геоботанические описания, собранные во время работы Северо-Западной экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН на территории Ленинградской, Новгородской и Псковской областей с 1976 по 1998 г. Работа проводилась маршрутным методом и охватила большую часть районов, где можно было найти сохранившиеся участки дубняков.

Дуб обладает весьма широкой экологической амплитудой и способен расти на почвах разного механического состава и разного богатства, в связи с чем он образует значительное число растительных ассоциаций. По-видимому, основной ограничивающий фактор для дуба на северной границе его ареала — тепловой режим, поэтому дубовые леса у своей северной границы приурочены к более теплым местообитаниям. Это, во-первых, поймы рек, где вегетация весной начинается позже и дуб не страдает от поздних заморозков, а осенью сказывается утепляющее влияние водных масс. Как известно, по поймам рек дуб идет далеко на север в таежную зону (Денисов, 1954). Сходный микроклимат создается и по берегам крупных водоемов (Финский залив, Ладожское и Чудское озера). Участки дубовых лесов известны с северного и южного берегов Финского залива. Во-вторых, дубовые леса встречаются на крупных холмах на водоразделах разного происхождения и состава пород. Здесь также создается более благоприятный для дуба микроклимат за счет стекания более тяжелого холодного воздуха с холмов в долины. На плакорных местоположениях дубовые леса на Северо-Западе не встречаются. На основе имеющихся у нас материалов и литературных данных можно выделить на территории Северо-Запада следующие ассоциации дубовых лесов.

1. Дубняк снытевый (Aegopodio-Quercetum) (см. таблицу). Это самая широко распространенная ассоциация дубняков данного региона, к которой отнесено более половины всех имеющихся у нас описаний дубняков.

Это сомкнутые леса, в древостое которых господствует дуб и имеется невысокая примесь осины, ели и березы. Подрост дуба встречается постоянно и в ряде сообществ он весьма обилен. Большая часть экземпляров подроста имеет высоту 0.5—1 м, но в ряде случаев их высота достигает 5—10 м. Это говорит о том, что возобновление дуба идет в целом довольно успешно и при распаде древостоя и образовании окон такой крупный подрост может выйти в верхний ярус. Следует отметить почти полное отсутствие подроста липы, которая в других регионах нередко мешает успешному возобновлению дуба. Из остальных древесных пород в подросте постоянен клен, но в основном мелкие молодые экземпляры.

Подлесок со средним покрытием около 30 % образован в основном *Corylus avellana* с постоянным, но невысоким участием *Sorbus aucuparia* и *Padus avium*.

По присутствию группы неморальных травянистых видов с помощью критерия Кокрена эта ассоциация разделилась на 2 флористически однородные группы (Василевич, 1995): снытевую и неморальнотравную, но в снытевой группе неморальные виды, хотя и в меньшем числе, встречаются, а число снытевых сообществ очень мало. В связи с этим мы отказались от выделения 2 субассоциаций или вариантов. В травяном ярусе сныть постоянна, но доминирует не всегда. В ряде описаний на первое место по проективному покрытию выходят *Anemone nemorosa*, *Stellaria holostea*, *Pulmonaria obscura*, *Asarum europaeum*, *Galeobdolon luteum*. При классификации широколиственных лесов российские геоботаники нередко выделяли ассоциации по преобладанию какого-либо вида неморальной группы. По нашему мнению, все эти виды являются фитоценотически замещающими и преобладание одного из них не свидетельствует о каких-то отличиях в местообитании и не влечет за собой изменений флористического состава.

Группа неморальных травянистых видов так же постоянна и в следующей ассоциации — дубняке вейниковом. Снытевый дубняк отличает от всех остальных ассоциаций дубняков группа видов богатых и более влажных почв, но каждый из этих видов имеет невысокое постоянство: *Athyrium filix-femina*, *Carex sylvatica*, *Crepis paludosa*, *Geum urbanum*, *Rubus idaeus*, *Urtica dioica*, *Stellaria nemorum*, *Stachys sylvatica*. Дубняки с преобладанием в травяном ярусе гигромезофильных и мезогигрофильных видов нередко встречаются в более южных регионах, для которых приводятся такие ассоциации, как Quercetum calamagrostoso-filipendulosum (Благовещенский, 1951; Корчагин, Сенянинова-Корчагина, 1957; Кузнецов, 1960), Q. calamagrostoso-caricosum с *Carex cespitosa* и *Calamagrostis lanceolata* (Корчагин, Сенянинова-Корчагина, 1957), вязо-дубняк и ясене-дубняк страусниковый (Марков, 1935; Архипов, 1939; Коновалов, 1949; Порфирьев, 1950; Кузнецов, 1960; Полуяхтов, Давидюк, 1973).

Эта ассоциация дубовых лесов весьма близка к коренным дубовым лесам Северо-Запада на богатых суглинистых и глинистых почвах. Она распространена по всему ареалу дубовых лесов от южного берега Финского залива (мыс Дубовской), занимает

Фитоценотическая таблица ассоциаций дубовых лесов северо-запада Европейской России

| Виды | Ассоциации | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | Aegopodio-Quercetum | Calamagrostio-Quercetum | Rubo saxatili-Quercetum | Scorzonero-Quercetum | Deshampsio-Quercetum |
| Число описаний | 62 | 13 | 13 | 15 | 6 |
| Сомкнутость крон | 0.7 | 0.6 | 0.7 | 0.5 | 0.6 |
| Древостой | | | | | |
| *Quercus robur* | V 0.8 | V 0.7 | V 0.8 | V 1.0 | V 0.8 |
| *Betula pendula* | III | IV 0.1 | III | IV | V 0.1 |
| *Populus tremula* | III 0.1 | IV 0.2 | IV 0.2 | II | V |
| *Picea abies* | II 0.1 | I | — | I | I |
| *Acer platanoides* | I | I | I | — | — |
| *Fraxinus excelsior* | I | — | — | — | — |
| *Tilia cordata* | I | I | — | — | — |
| *Pinus sylvestris* | I | — | I | I | I |
| Подрост | | | | | |
| *Quercus robur* | V 2 | V 8 | V 6 | IV | V |
| *Populus tremula* | II 1 | IV 3 | IV 3 | III | IV |
| *Acer platanoides* | IV 1 | III 1 | I | I | I |
| *Betula pendula* | I | I | II | II | IV 1 |
| *Ulmus scabra* | I | — | I | — | I |
| *Picea abies* | II 1 | II | II | I | I |
| *Fraxinus excelsior* | II 1 | — | — | — | I |
| *Tilia cordata* | I | II 1 | I 1 | — | — |
| *Alnus incana* | II | I | I | — | II |
| Подлесок | | | | | |
| *Sorbus aucuparia* | IV 1 | II | II | II | III |
| *Frangula alnus* | II | I | V 8 | I | II |
| *Corylus avellana* | V 27 | V 13 | II 1 | III 3 | II 2 |
| *Lonicera xylosteum* | II | II | I | I | — |
| *Viburnum opulus* | II | II | IV | I | I |
| *Padus avium* | III | — | II 1 | — | — |
| *Rosa majalis* | II | — | III 2 | I | II |
| *Malus sylvestris* | I | I | — | III | I |
| *Juniperus communis* | I | II | II | I | I |
| *Euonymus verrucosa* | I | I | — | — | I |
| *Daphne mezereum* | I | II | — | — | — |
| Травяной ярус | | | | | |
| *Aegopodium podagraria* | V 26 | IV 3 | I 2 | IV 2 | IV 4 |
| *Stellaria holostea* | V 8 | V 4 | I | III | II |
| *Lathyrus vernus* | III | IV 2 | I | II | II |
| *Dryopteris filix-mas* | II | — | I | — | — |
| *Pulmonaria obscura* | III 4 | III 1 | — | I | — |
| *Ranunculus cassubicus* | III 1 | III | — | II | I |
| *Asarum europaeum* | IV 3 | IV 1 | — | II | II |
| *Galeobdolon luteum* | III 4 | III 1 | II | I | — |
| *Hepatica nobilis* | IV 2 | V 2 | I | II | III 2 |
| *Viola mirabilis* | II | II | — | I | I |
| *Carex pilosa* | I | — | — | — | II |

| Виды | Ассоциации | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | Aegopodio-Quercetum | Calamagrostio-Quercetum | Rubo saxatili-Quercetum | Scorzonero-Quercetum | Deshampsio-Quercetum |
| *Mercurialis perennis* | I | — | — | I | — |
| *Galium odoratum* | I | — | — | — | — |
| *Clinopodium vulgare* | II | II | — | I | — |
| *Lathyrus laevigatus* | I | II | — | — | — |
| *Sanicula europaea* | I | I | — | I | — |
| *Viola collina* | I | I | I | I | — |
| *Anemone nemorosa* | III 3 | IV I | I | II | II |
| *Ficaria verna* | I | — | — | I | — |
| *Athyrium filix-femina* | II | — | I | — | I |
| *Carex sylvatica* | II | I | — | I | — |
| *Rubus idaeus* | II | I | — | — | — |
| *Crepis paludosa* | II | I | — | I | I |
| *Geum urbanum* | III 1 | I | I | I | I |
| *Polygonatum multiflorum* | II | I | — | I | — |
| *Urtica dioica* | II | — | I | — | — |
| *Stellaria nemorum* | II 1 | — | — | — | — |
| *Stachys sylvatica* | II | — | — | I | — |
| *Dactylis glomerata* | II | III | II | V 2 | I |
| *Potentilla erecta* | I | IV | II | V 1 | II |
| *Maianthemum bifolium* | I | II | III | I | I |
| *Lerchenfeldia flexuosa* | I | I | II | — | — |
| *Melampyrum pratense* | I | — | II | I | — |
| *Rubus saxatilis* | II 1 | II | IV 11 | II | III |
| *Lysimachia vulgaris* | I | — | IV 1 | I | II |
| *Filipendula ulmaria* | I | — | III | I | II |
| *Glechoma hederacea* | I | — | II | — | I |
| *Pteridium aquilinum* | I | II 3 | II 10 | I | II |
| *Calamagrostis canescens* | I | — | III | — | I |
| *Scutellaria galericulata* | — | — | II | — | I |
| *Veronica longifolia* | — | — | II | — | — |
| *Iris pseudacorus* | — | — | II | — | — |
| *Galium palustre* | — | — | II | — | I |
| *Lysimachia nummularia* | — | — | II 1 | — | — |
| *Carex elongata* | — | — | II | — | — |
| *Campanula persicifolia* | I | I | I | III | I |
| *Ranunculus acris* | I | II | I | IV | III |
| *Oryganum vulgare* | I | II | I | III | II |
| *Carex pallescens* | I | II | I | V 2 | II |
| *Hypericum maculatum* | II | III | I | IV | III |
| *Ajuga reptans* | III | II | I | IV 1 | III 1 |
| *Platanthera bifolia* | I | I | I | II | — |
| *Alchemilla acutiloba* | II | I | — | V 3 | II |
| *Primula veris* | II | II | — | V 1 | IV |
| *Achillea millefolium* | I | — | I | IV | III |
| *Libanotis intermedia* | I | — | I | II | I |
| *Galium mollugo* | I | I | I | III | — |
| *G. boreale* | I | I | II | IV | II |
| *Succisa pratensis* | I | III 2 | — | V 5 | IV 7 |
| *Centaurea jacea* | I | — | — | III | II |

| Виды | Ассоциации | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | Aegopodio-Quercetum | Calamag-rostio-Quercetum | Rubo saxatili-Quercetum | Scorzonero-Quercetum | Deshampsio-Quercetum |
| *Scorzonera humilis* | I | II | I | V 3 | I |
| *Coronaria flos-cuculi* | I | I | II | IV | II |
| *Thalictrum aquilegifolium* | I | I | — | II | — |
| *Hieracium umbellatum* | I | II | II | IV | I |
| *Anthoxanthum odoratum* | I | I | I | IV 7 | III |
| *Campanula patula* | I | — | — | III | — |
| *Agrostis tenuis* | I | I | II | III | II |
| *Leucanthemum vulgare* | I | — | — | III | II |
| *Knautia arvensis* | I | — | — | III | — |
| *Pimpinella saxifraga* | I | I | — | III | III |
| *Ranunculus polyanthemos* | I | — | I | III | — |
| *Lathyrus pratensis* | I | — | — | III | I |
| *Poa pratensis* | I | — | — | III | I |
| *Achyrophorus maculatus* | — | — | I | II | — |
| *Trifolium montanum* | — | — | — | IV | — |
| *Vicia cracca* | — | — | — | II | — |
| *Luzula multiflora* | — | — | — | III | I |
| *Festuca rubra* | — | — | — | II | — |
| *Briza media* | — | — | — | III 1 | I |
| *Trifolium pratense* | — | — | — | II | — |
| *Leontodon hispidus* | — | — | — | III | — |
| *Myosotis sylvatica* | — | — | — | III | II |
| *Prunella vulgaris* | I | — | I | IV | IV |
| *Poa nemoralis* | II | II | II | V 4 | I |
| *Trifolium medium* | I | II | I | IV 1 | III |
| *Milium effusum* | II 2 | II 1 | I | — | — |
| *Melica nutans* | V | V 2 | II | II | — |
| *Melampyrum nemorosum* | IV 1 | V 6 | II | V 5 | IV 6 |
| *Angelica sylvestris* | III | V 4 | I | III | IV 4 |
| *Fragaria vesca* | IV 1 | IV 1 | II | III | III 2 |
| *Deschampsia cespitosa* | III 1 | IV 1 | III | IV 3 | V 23 |
| *Trollius europaeus* | III | II | I | III 1 | III |
| *Betonica officinalis* | II | IV 2 | I | V 5 | IV 4 |
| *Calamagrostis arundinacea* | II | V 39 | II 1 | III 6 | IV 2 |
| *Vaccinium myrtillus* | I | II | II 4 | I | — |
| *Veronica chamaedrys* | IV | V 1 | III | V 1 | V 1 |
| *Geranium sylvaticum* | III 1 | III 1 | II 1 | III | II 2 |
| *Viola riviniana* | III | III | I | III | I |
| *Convallaria majalis* | IV | IV 3 | V 17 | II | III |
| *Luzula pilosa* | II | II | II | III | II |

Примечание. Римские цифры в поле таблицы — классы постоянства видов, арабские цифры — среднее проективное покрытие.

большую часть дубовой рощи у д. Велькота в Кингисеппском р-не Ленинградской обл. (Бибикова, 1992) и часть небольшой дубовой рощи на Красной горе, в 8 км на восток от пос. Оредеж Лужского р-на Ленинградской обл. (Василевич, 1992). Обе эти рощи располагаются на холмах, сложенных локальной карбонатной мореной. Интересно, что на Дудергофских высотах, имеющих такое же происхождение, дубовых лесов нет. Снытевые дубняки встречаются на глинте (уступе ордовикского плато) у д. Глобицы Ломоносовского р-на, в Лужском р-не, на западном берегу оз. Врево и местами в долине р. Луга. В восточной части Ленинградской обл., к востоку от р. Волхов, дубовые леса не встречаются.

Основной район распространения дубовых снытевых лесов на Северо-Западе — юго-восток Псковской обл.: Бежаницкая возвышенность и возвышенность Воробьевы горы (Куньинская), которая заходит в западную часть Тверской обл. (Торопецкая возвышенность). В этом районе нередко встречаются так называемые звонцы — крупные холмы с плоскими вершинами, сложенные глинами озерно-ледникового происхождения. Формирующиеся на них почвы называются поддубицами. Как все тяжелые глины, эти почвы весной сильно набухают и удерживают влагу, а летом пересыхают. В этих условиях дуб оказывается самым конкурентоспособным среди местных древесных пород и образует на звонцах чистые древостои. За пределами звонцов и в этом районе дуб встречается редко, в основном у берегов больших озер.

В Новгородской обл. снытевые дубняки были найдены и описаны нами в Любытинском р-не, на северо-востоке области, на Валдайско-Онежской гряде, сложенной карбоновыми известняками. Дубняки, которые можно отнести к этой ассоциации, описывал Короткий (1912) в бывш. Торопецком уезде. На северном берегу Жижицкого оз. он нашел дубняк, в травяном ярусе которого преобладал *Lathyrus niger*. Таких дубняков мы в этом районе не нашли, но *L. laevigatus* встречается там довольно часто, хотя и не доминирует. Алексеев (1912) в Великолуцком лесничестве описал близкие снытевые дубняки.

За пределами Северо-Запада снытевые дубняки распространены очень широко. Это одна из самых распространенных ассоциаций дубрав Русской равнины. Эта ассоциация приводится под разными названиями, и ее объем сильно отличается у разных авторов. На основе доминирования какого-либо вида из группы неморальных травянистых видов выделяют дубняк зеленчуковый (Коновалов, 1929; Курнаев, 1968, 1980), дубняк звездчатковый (со *Stellaria holostea* (Фурсаев, 1952; Протоклитова, 1957; Елагин, 1963)), пролесниковый (с *Mercurialis perennis* (Коновалов, 1949; Петров, 1957)), медуницевый (с *Pulmonaria obscura* (Коновалов, 1949)) и с *Viola mirabilis* (Кожевников, 1931), а ассоциация с названием снытевая встречается почти во всех работах, где дается характеристика водораздельных дубняков.

2. Дубняк вейниковый (Calamagrostio arundinaceae-Quercetum). Эта ассоциация встречается значительно реже предыдущей, в тех же районах и местоположениях. Она отличается более низкой сомкнутостью крон (в среднем 0.6) и значительно более высоким участием в древостое березы и осины. Высота дуба в большинстве случаев не превышает 16—18 м, а береза и осина могут на несколько метров превышать его по высоте. Это свидетельствует о имевших место в недавнем прошлом нарушениях древостоя. В то же время в этой ассоциации наиболее высокое обилие подроста дуба, что говорит о хороших потенциях его восстановления.

По флористическому составу травяного яруса вейниковый дубняк мало отличается от снытевого, так же постоянны виды неморальной травянистой группы. В качестве дифференциальных видов можно рассматривать лишь *Dactylis glomerata*, *Potentilla erecta*, *Succisa pratensis*, которые свидетельствуют о большей освещенности под пологом леса и некотором олуговении. Кроме того, *Calamagrostis arundinacea* — вид не неморальный, он очень широко распространен в хвойных и мелколиственных, несколько осветленных лесах Северо-Запада. В литературе данных о дубняках с доминированием *Calamagrostis arundinacea* весьма мало. П. Л. Горчаковский (1972) приводит подобную ассоциацию для Южного Урала. Она довольно сильно отличается от вейникового дубняка Северо-Запада. В ее травяном ярусе обильны и постоянны виды сибирского высокотравья (*Bupleurum aureum*, *Aconitum septentrionale*, *Crepis sibirica*) и *Brachypodium pinnatum*.

3. Дубняк костяничный (Rubo saxatili-Quercetum). Сюда отнесены сообщества, в травяном ярусе которых доминируют *Rubus saxatilis*, *Convallaria majalis* и *Pteridium*

*aquilinum*, а группа неморальных травянистых видов почти совершенно отсутствует. В отличие от предыдущих ассоциаций дубняк костяничный встречается преимущественно в поймах. Бо́льшая часть описаний сделана в пойме р. Волхов, в Ленинградской и Новгородской областях, и несколько — в пойме р. Луга и на южном берегу Финского залива.

В этой ассоциации постоянен и обилен подрост дуба и осины, а в подлеске характерны *Frangula alnus*, *Viburnum opulus* и *Rosa majalis*.

Ранее было показано (Василевич, 1996), что доминирующие виды травяного яруса этой ассоциации являются фитоценотически замещающими. В березняках и осинниках в эту группу входит также *Calamagrostis arundinacea*, но в дубняках этот вид занимает особую позицию: вейниковые дубняки приурочены к водоразделам и характеризуются высоким постоянством неморальных травянистых видов.

Для этой ассоциации характерно относительно высокое постоянство ряда бореальных видов: *Maianthemum bifolium*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Melampyrum pratense*, а также большая группа видов, свидетельствующая о высоком увлажнении весной и в начале лета: *Lysimachia vulgaris*, *Filipendula ulmaria*, *Calamagrostis canescens*, *Scutellaria galericulata*, *Veronica longifolia*, *Iris pseudacorus*, *Galium palustre*, *Carex elongata*. О пойменных условиях свидетельствуют также *Glechoma hederacea* и *Lysimachia nummularia*.

Такого рода дубняк приводит для поймы р. Луга, в 3 км ниже пос. Толмачево С. С. Ганешин (1927), в травяном ярусе его преобладают костяника и сныть. Цинзерлинг (1932) упоминает такие леса в пойме р. Луга у деревень Изари и Шалово. Наши описания дубняков Лужской поймы относятся к этому же району. В пойме р. Волхов характеристику этих дубняков можно найти в работах Ануфриева (1925), Степанова (1926), Алабышева (1926), Овчинникова (1926).

Характеристика ассоциаций пойменных дубняков приводится во многих работах и очень часто для них в качестве основных доминантов приводят *Rubus saxatilis* и *Convallaria majalis*, но ландыш распространен широко и в водораздельных дубравах. Очень часто для пойменных дубрав как постоянные и обильные виды приводятся *Glechoma hederacea*, *Lysimachia nummularia*, *L. vulgaris*, *Urtica dioica*. В более южных регионах становится обычным видом *Rubus caesius*, которая крайне редко встречается на Северо-Западе. Дубовые леса очень широко распространены в поймах рек от подзоны южной тайги до степной зоны. Характеристику таких дубняков можно найти в работах многих геоботаников, занимавшихся изучением лесной растительности пойм рек Русской равнины (Жилкин, 1928; Коновалов, 1949; Марков, Фирсова, 1955; Киреев, 1959: Ремезова, 1959; Матвеева, 1963; Сідаровіч, 1965; Полуяхтов, Давидюк, 1973; Солонович, 1975; Полуяхтов, 1977). Этим далеко не исчерпывается разнообразие ассоциаций пойменных дубрав, но в данной работе рассмотреть их все не представляется возможным.

4. Дубняк олуговелый (Scorzonero humili-Quercetum). Весьма своеобразная ассоциация дубовых лесов, встречающаяся только на юго-востоке Псковской обл., где она приурочена к звонцовым холмам Бежаницкой возвышенности и Воробьевых гор. Эта ассоциация представляет собой последнюю стадию деградации снытевых дубовых лесов.

Сомкнутость крон в этих дубняках от 0.4 до 0.6, высота деревьев 15—20 м, дуб часто порослевого происхождения. Древостой, как правило, чисто дубовый, но довольно постоянна примесь *Betula pendula*. Эти дубняки находятся под воздействием интенсивного выпаса скота; нередко сухой травостой весной выжигается, что препятствует возобновлению дуба и других древесных пород. Подлесок развит слабо, несмотря на высокую освещенность под пологом деревьев, что также связано с выпасом и выжиганием травы. Довольно постоянно встречаются лишь 2 вида: *Corylus avellana* и *Malus sylvestris*.

Травяной ярус очень богат видами, в среднем на описание приходится 50—60 видов. Явных доминантов в травяном ярусе нет. Высокое постоянство имеет ряд типичных луговых видов: *Anthoxanthum odoratum*, *Deschampsia cespitosa*, *Dactylis* *glomerata*, *Veronica chamaedrys*, *Hypericum maculatum*, *Galium boreale*, *Ranunculus acris*. *Achillea millefolium*, *Prunella vulgaris*, *Trifolium medium*, а кроме того, виды разреженных лесов и опушек: *Melampyrum nemorosum*, *Betonica officinalis*.

Из-за тяжелого механического состава почв дренаж на звонцах плохой. Периодическое переувлажнение почв дает возможность поселения видам влажных и сырых лугов: *Alchemilla acutiloba* (фитоценотический и экологический оптимумы которой находятся во влажных листвягах), *Carex pallescens*, *Potentilla erecta*, *Succisa pratensis*, *Coronaria flos-cuculi*, *Trollius europaeus*. В то же время здесь встречаются виды сухих остепненных лугов: *Trifolium montanum*, *Leontodon hispidus*.

Своеобразие этой ассоциации придают постоянно встречающиеся *Poa nemoralis*, *Primula veris*, *Scorzonera humilis*, *Ajuga reptans*. Ни в одной другой растительной ассоциации Северо-Запада эти виды не встречаются вместе с высоким постоянством.

Травянистые виды широколиственных лесов не играют в этой ассоциации серьезной роли. Лишь со средним постоянством и невысоким покрытием встречаются *Stellaria holostea*, *Myosotis sylvatica*, *Hepatica nobilis*, *Ranunculus cassubicus*, постоянна и иногда достигает высокого обилия *Aegopodium podagraria*. Бореальные (таежные) виды очень редки в этой ассоциации.

Подобные этим дубняки описывал Короткий (1912) в бывш. Торопецком уезде. Приведенный им список видов близок к тому, что имеется у нас. Такая же смесь лесных и луговых видов. Он писал, что эти дубняки используются как сенокосы. Основное отличие заключается в том, что Короткий называл эту ассоциацию Quercetum hylocomiosum из-за хорошо развитого мохового покрова, состоящего из *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus*. В настоящее время на Северо-Западе нет дубняков с более или менее развитым моховым ярусом. Возможно, что деградация мхов в этих дубняках связана с тем, что они сейчас используются как пастбища, что и привело к деградации мохового яруса и некоторой ксерофилизации травяного яруса.

За пределами Северо-Запада такого рода дубовые леса, как можно судить по литературе, нигде не встречаются. Более или менее близки к ним дубняки с *Poa nemoralis*, неоднократно описанные в литературе, главным образом в лесостепной зоне (Дингельштедт, 1929; Архипов, 1939; Фурсаев, 1952; Протоклитова, 1957; Ремезова, 1959; Барабанщиков, 1968). Но кроме высокого обилия *Poa nemoralis* мало что сближает эту ассоциацию с Scorzonero humili-Quercetum, так как в мятликовых дубняках преобладают лесные неморальные виды, а олуговение выражено очень слабо. А. С. Барабанщиков (1965) считал такие дубравы производными от сложных дубовых сосняков, что также не имеет отношения к псковским дубравам на звонцах, сложенных глинами.

5. Дубняк щучковый (Deschampsio-Quercetum). Довольно редкая на Северо-Западе ассоциация дубняков. Характеризуется несколько разреженным древостоем (0.6), высота его 20—25 м, постоянна невысокая примесь в древостое березы и осины. Подрост дуба, березы и осины встречается постоянно, но с невысоким обилием. В редком подлеске — *Corylus avellana*, *Sorbus aucuparia*, *Frangula alnus*.

В травяном ярусе обильны *Deschampsia cespitosa*, *Succisa pratensis*, *Angelica sylvestris*. Эта ассоциация не имеет своей группы дифференциальных видов и отличается от всех предыдущих ассоциаций низким постоянством всех видов неморальной группы, кроме *Aegopodium podagraria* и *Hepatica nobilis*, низким постоянством большинства луговых и пойменных видов. Видовой состав этой ассоциации весьма беден.

Эта ассоциация изредка встречается по всему ареалу дубовых лесов Северо-Запада, но чаще на юго-востоке Псковской обл., на возвышенности Воробьевы горы. Она также связана с выпасом скота, но в данном случае это не связано с сильным изреживанием древесного яруса, что мешает обильному появлению луговых видов.

Щучковые дубравы изредка приводятся в литературе и всегда их появление связывают с выпасом скота (Смирнов, 1927; Грудзинская, 1953; Курнаев, 1968; Солонович, 1975; Юркевич и др., 1977; Дементьева, Удалова, 1983).

Кроме выше приведенных ассоциаций, в наших материалах имеется несколько небольших групп описаний (по 2—4), которые нельзя отнести к этим ассоциациям, а малое число описаний не позволяет определить в них постоянство видов и включить в общую фитоценотическую таблицу. В то же время эти небольшие группы описаний интересны в фитоценотическом отношении. Рассматривая их в ранге особых ассоциаций, мы основываемся на экологической и географической специфике доминантов, которая выявляется при сравнении наших описаний с литературными данными.

6. Дубняк волосисто-осоковый (Carici pilosae-Quercetum). *Carex pilosa* — очень редкий вид на Северо-Западе и известна из очень небольшого числа пунктов, где она к тому же и необильна. В 1985 г. нам удалось найти довольно большой участок дубового леса с доминированием в травяном ярусе *Carex pilosa*. Этот участок расположен на западном берегу оз. Алё, на Бежаницкой возвышенности в Псковской обл. Это сомкнутый лес, в древесном ярусе которого к дубу примешивается осина, береза, ель. В подросте преобладает дуб высотой до 2—2.5 м (покрытие 10—20 %), в подлеске обильна *Corylus avellana*, встречается *Euonymus verrucosa*. В травяном ярусе, в котором доминирует *Carex pilosa*, обычны неморальные травянистые виды, но ничего специфичного, отличающего эту ассоциацию от дубняка снытевого, во флористическом составе этой ассоциации нет.

Дубняк волосисто-осоковый широко распространен южнее. Скорее всего, это не более чем вариант снытевого дубняка. *Carex pilosa* и *Aegopodium podagraria* в южных дубняках нередко встречаются вместе, и преобладание одного из этих видов не вызывает каких-либо изменений во флористическом составе сообществ.

7. Дубняк коротконожковый (Brachipodio-Quercetum). Эта ассоциация характеризуется преобладанием в травяном ярусе *Brachipodium pinnatum*. Она встретилась нам только в одном месте: в Лужском р-не Ленинградской обл., в 8 км на восток от пос. Оредеж, на Красной горе (Василевич, 1992). Эта гора представляет собой довольно высокий холм, сложенный мореной с большим количеством известняковой щебенки. Дубовый лес занимает полосу шириной 50—100 м на вершине холма. Сомкнутость древостоя 0.7, но из-за сильного бокового освещения в травяном ярусе преобладает ряд светолюбивых видов.

Древесный ярус образован дубом со значительным участием осины. Подрост редкий, в нем более обильна осина, чем дуб.

В нашем распоряжении имеется всего 2 описания этой ассоциации, но их нельзя объединять с какими-то другими типами широколиственных лесов Северо-Запада, так как, во-первых, дубняки с доминированием *Brachypodium pinnatum* нередко встречаются в более южных регионах, а во-вторых, они занимают на Северо-Западе специфичные местообитания (вершины холмов, сложенных известняковым щебнем).

*Brachypodium pinnatum* — вид, который кроме сухих, относительно южных лесов, свойствен также остепненным лугам и луговым степям. В травяном ярусе довольно обильны *Pteridium aquilinum*, *Rubus saxatilis*, *Melica nutans*. Из необычных для северо-западных дубняков видов следует назвать *Carex contigua*, *Listera ovata*, *Veronica teucrium*, *Cypripedium calceolus*, *Trifolium montanum*, что также свидетельствует о некотором остепнении и богатстве карбонатами.

Южнее коротконожковые дубняки встречаются довольно часто, но в флористическом отношении они весьма неоднородны. В Ульяновской обл. В. В. Благовещенский (1951) описал коротконожковые дубняки, в травяном ярусе которых обильны *Calamagrostis arundinacea* и *Rubus saxatilis* и почти полностью отсутствуют неморальные травянистые виды, но встречается целый ряд бореальных видов. В описаниях А. А. Антоновой (1957) и Т. Б. Протоклитовой (1957) из Саратовской обл. в этих дубняках встречаются *Laser trilobum*, *Pyrethrum corymbosum*, *Geranium sangiineum*, *Trifolium alpestre*, *Asperula tinctoria*. В пойменных коротконожковых дубняках, которые приводит Ф. С. Яковлев (1946), обильны *Dactylis glomerata*, *Carex pilosa*, умеренно представлены ежевика и ландыш.

В асс. Brachipodio-Quercetum roboris Grigorjev (Соломещ и др., 1989), описанной на Южном Урале, диагностическими видами являются и неморальные, и луговостепные виды (*Fragara viridis*, *Veronica teucrium*). Авторы относят эту ассоциацию к порядку Quercetalia pubescentis, что, на наш взгляд, лишено достаточного основания, так как этот порядок субсредиземноморский, а ожидать на Южном Урале чего-то напоминающего средиземноморскую растительность не приходится.

8. Дубняк черничный (Myrtillo-Quercetum). Редко встречающаяся на Северо-Западе ассоциация, выделенная на основании высокого обилия в травяно-кустарничковом ярусе *Oxalis acetosella* и *Vaccinium myrtillus*. По имеющимся у нас 2 описаниям ее трудно отчленить от дубняка снытевого, так как неморальные травянистые виды (*Stellaria holostea*) могут быть довольно обильны. Встретилась эта ассоциация на северном берегу Финского залива, у пос. Пески и на склоне коренного берега в долине р. Луга.

Эта ассоциация интересна прежде всего тем, что она представляет собой край экологической амплитуды дубовых лесов на бедных почвах. Такой дубняк приводится только в работе Н. А. Коновалова (1949). Ю. Р. Шеляг-Сосонко (1974) дает описание асс. Quercetum coryloso-majanthemosum, встречающейся часто, но небольшими участками в Украинском Полесье. В ее травяном ярусе обильны *Maianthemum bifolium*. *Oxalis acetosella*, *Convallaria majalis*, *Fragaria vesca*, но встречаются и неморальные виды. В то же время они нередко приводятся для северной части Польши и Германии, а также для Южной Скандинавии. Европейские геоботаники выделяют их в особый класс Quercetea robori-petraeae, который характеризуется господством в травяном ярусе бореальных видов и почти полным отсутствием неморальных видов. W. Matuszkiewicz (1984) пишет, что дубовые леса на кислых бедных почвах распространены в Западной Европе и приморских районах Центральной Европы, они связаны с субатлантическим климатом и к востоку исчезают. Они близки к союзу Dicrano-Pinion (сосновые леса). В этих дубняках обильны *Pteridiun aquilinum*, *Vaccinium myrtillus*, *Calamagrostis arundinacea*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Melampyrum pratense*, *Maianthemum bifolium*. Так, например, асс. Molinio-Quercetum roboris характеризуется обилием в травяном ярусе *Molinia caerulea*. В ней иногда имеют высокое покрытие *Pteridium aquilinum*, *Vaccinium myrtillus*, *Calamagrostis arundinacea* (Brzeg et al., 1989). В более поздней работе J. Matuszkiewicz (1988) приводит для территории Польши пять ассоциаций этого класса. Такие леса описаны и в Южной Скандинавии (Björnstad, 1971; Kielland-Lund, 1981). M. Diekmann (1994) в группе олиготрофных дубовых лесов выделяет несколько типов, для которых высокое постоянство *Luzula pilosa*, *Vaccinium myrtillus*, *Agrostis tenuis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Festuca ovina*, а в моховом ярусе обильны *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*, *Hylocomium splendens*.

9. Дубняк крапивный (Urtico-Quercetum). Оба имеющихся у нас описания этой ассоциации сделаны в западной части Ленинградской обл., в Кингисеппском р-не. Первое сообщество описано на северном берегу оз. Бабинское, на склоне северной экспозиции крутизной 15°, кроме крапивы (*Urtica dioica*) в травяном покрове обильны *Stellaria holostea*, *Oxalis acetosella*, *Geum urbanum*.

Второе сообщество описано в 5 км на юго-запад от д. Велькота, на ровном высоком плато. Обилие в нем крапивы вызвано тем, что этот участок старой дубравы использовался как место отдыха скота, в результате чего весь травяной покров был уничтожен, а почва была основательно удобрена навозом. После организации там заказника выпас в лесу был прекращен, в нем разрослись такие нитрофиты, как *Urtica dioica*, *Stellaria nemorum*.

Дубняк крапивный изредка приводится в литературе по широколиственным лесам. Он встречается по поймам рек и днищам балок (Коновалов, 1949).

Дубняк снытевый (Aegopodio-Quercetum) несомненно является коренной ассоциацией дубовых лесов данного региона, наиболее полно отражающей климатические условия, хотя и занимающей в большинстве случаев неплакорные местообитания.

При несколько более изреженном древесном ярусе и на более бедных почвах развивается асс. Calamagrostio-Quercetum. Обилие *Calamagrostis arundinacea* в дубняках является чертой, характерной для северных неморальных лесов. Асс. Rubo saxatili-Quercetum явно приурочена к поймам рек и характеризуется полным отсутствием неморальных травянистых видов. Scorzonero-Quercetum и Deschampsio-Quercetum возникают из снытевого дубняка под воздействием интенсивного выпаса. Они могут существовать в таком состоянии довольно долго, но подрост дуба в них весьма необилен, и их возобновление после разрушения старого древостоя не обеспечено.

## Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант 98-04-49925 и гранта КЦФЕ.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Алабышев В. В.* Очерк растительности поймы правого берега р. Волхов от д. Слутки до р. Пчевжи // Матер. по исследованию р. Волхов и его бассейна. Л., 1926. Вып. 9. С. 125—303.

*Алексеев П.* Дуб на северной границе своего произрастания // Изв. Импер. Лесн. ин-та. 1912. Т. 22. С. 117—153.

*Антонова З. Е., Жекулин В. С.* Растительность // Разв. и преобр. геогр. среды по матер. Новгор. обл. Л., 1975. Вып. 1. С. 131—151.

*Антонова Л. А.* Краткая характеристика лесов Хвалынского лесхоза и основные закономерности их распределения // Уч. зап. Саратов. пед. ин-та. 1957. Вып. 28. С. 225—247.

*Ануфриев Г. И.* Краткий очерк растительности поймы озера Ильменя и нижнего течения рек Ильменского бассейна // Матер. по исследованию р. Волхов и его бассейна. Л., 1925. Вып. 4. С. 59—99.

*Архипов С. С.* Серия дубравно-широкотравных ассоциаций // Тр. по лесн. опыт. делу Тульских засек. 1939. Вып. 3. С. 41—182.

*Барабанщиков А. С.* Генетические связи боромятликовой дубравы с дубовыми сосняками // Тр. Саратов. сельхоз. ин-та. 1965. Т. 15. Вып. 3. С. 8—11.

*Барабанщиков А. С.* Дубовые типы леса Саратовской области // Тр. Саратов. сельхоз. ин-та. 1968. Т. 18. С. 12—106.

*Бибикова Т. В.* Дубовая роща у дер. Велькота // Очерки раст. особо охр. прир. тер. Ленингр. обл. СПб., 1992. С. 133—137.

*Благовещенский В. В.* О лесных ассоциациях с осокой волосистой в Ульяновском Заволжье // Уч. зап. Ульянов. пед. ин-та. 1951. Вып. 3. С. 93—98.

*Василевич В. И.* Памятник природы «Гора Крутуха (Красная) у оз. Белое» // Очерки раст. особо охр. прир. тер. Ленингр. обл. СПб., 1992. С. 207—209.

*Василевич В. И.* Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 28—39.

*Василевич В. И.* Незаболоченные березовые леса северо-запада Европейской России // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 11. С. 1—13.

*Ганешин С. С.* О реликтовом характере лесов некоторых естественно-исторических районов Лужского у. Ленинградской губернии // Юбил. сб., посв. И. П. Бородину. Л., 1927. С. 378—401.

*Говорухин В. С., Мильков Ф. Н.* Леса восточной части Великолукской области // Уч. зап. Московского обл. пед. ин-та. 1951. Вып. 5. С. 193—218.

*Горчаковский П. Л.* Широколиственные леса и их место в растительном покрове Южного Урала. М., 1972. 146 с.

*Грудзинская И. А.* Широколиственные леса предгорий северо-западного Кавказа // Широколист. леса сев.-зап. Кавказа. М., 1953. С. 5—186.

*Дементьева С. М., Удалова М. Г.* Редкие растения и растительные сообщества Торопецкого района Калининской области // Взаимоотн. комп. биогеоцен. в южнотаежн. ландш. Калинин, 1983. С. 32—40.

*Денисов А. К.* Пойменные дубравы лесной зоны. М.; Л., 1954. 84 с.

*Денисов А. К.* Северная граница ареала *Quercus pedunculata* Ehrh. в СССР и ее динамика за агрикультурное время // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 6. С. 815—827.

*Дингельштедт Ф. Н.* Очерк пойменных лесов долины Дона // Очерки по фитосоц. и фитогеогр. Л., 1929. С. 157—174.

*Елагин И. Н.* Типы леса нагорной части Теллермановского опытного лесничества и их хозяйственное значение // Биогеоцен. исследования в дубравах лесостеп. зоны. М., 1963. С. 52—98.

*Жилкин Б. Д.* Лубянское учебно-опытное лесничество Татарской республики. Казань, 1928. 252 с.

*Киреев А. Ф.* Ботанический очерк долинных лесов в среднем течении реки Медведицы // Тр. Сталингр. сельхоз. ин-та. 1959. Т. 9. С. 195—207.

*Кожевников П. П.* Типи лісу та лісові асоціяції Поділля. ВНИИ лесн. хоз. в Харькове. Сер. науч. изд. 1931. Вып. 10. С. 121—179.

*Коновалов Н. А.* Типы леса подмосковных опытных лесничеств // Тр. по лесн. опыт. делу. М., 1929. Вып. 5. 158 с.

*Коновалов Н. А.* Очерк широколиственных лесов центральной лесостепи // Уч. зап. Уральского ун-та. 1949. Вып. 10. С. 3—63.

*Короткий М. Ф.* К вопросу о распределении растительности лугов и лесов в зависимости от почвы (по исследованиям в Торопецком уезде в 1908 г.). Псков, 1912. 261 с.

*Корчагин А. А., Сенянинова-Корчагина М. В.* Леса Молого-Шекснинского междуречья // Тр. Дарвин. зап. 1957. Вып. 4. С. 291—402.

*Кузнецов Н. И.* Растительность Мордовского государственного заповедника // Тр. Мордов. зап. 1960. Вып. 1. С. 129—220.

*Курнаев С. Ф.* Основные типы леса средней части Русской равнины. М., 1968. 355 с.

*Курнаев С. Ф.* Теневые широколиственные леса Русской равнины и Урала. М., 1980. 314 с.

*Марков М. В.* Лес и степь в условиях Закамья // Уч. зап. Казан. ун-та. 1935. Т. 95. Кн. 7. С. 67—177.

*Марков М. В., Фирсова М. И.* Древесно-кустарниковая растительность рек Волги и Камы в пределах ТАССР // Уч. зап. Казан. ун-та. 1955. Т. 115. Кн. 5. С. 5—94.

*Матвеева А. А.* Типы леса поймы р. Хопра в пределах Теллермановского лесного массива // Биогеоцен. иссл. в дубравах лесн. зоны. М., 1963. С. 99—124.

*Никишин Ф. М.* Распространение дуба и его спутников в юго-восточной части Ленинградской области // Уч. зап. Ленингр. пед. ин-та им. А. И. Герцена. 1939. Т. 25. С. 9—32.

*Ниценко А. А.* Растительность Боровичского района Новгородской области в связи с перспективами освоения земельных угодий // Агропочв. и геобот. исследования Северо-Запада СССР. М., 1965. С. 3—17.

*Овчинников П. Н.* Очерк растительности поймы р. Волхова от д. Завижье до с. Пчевы // Матер. по исследованию р. Волхов и его бассейна. Л., 1926. Вып. 9. С. 305—552.

*Петров А. П.* Типы леса Теллермановского лесного массива // Тр. ин-та леса АН СССР. 1957. Т. 33. С. 16—58.

*Полуяхтов К. К.* Основные ассоциации дубовых лесов Богородского лесхоза Горьковской области // Назем. и водн. экосист. Горький, 1977. Вып. 1. С. 7—14.

*Полуяхтов К. К., Давидюк Л. К.* Пойменные дубравы Затонского лесничества Борского лесхоза Горьковской области // Уч. зап. Горьков. ун-та. 1973. Т. 162. С. 49—55.

*Порфирьев В. С.* Темнохвойно-широколиственные леса северо-востока Татарии // Уч. зап. Казан. пед. ин-та. 1950. Вып. 9. С. 47—119.

*Протоклитова Т. Б.* Леса южных районов Саратовского правобережья, ботанико-географическая характеристика и возобновление их // Уч. зап. Саратов. пед. инст. 1957. С. 248—278.

*Ремезова Г. Л.* Типы леса Воронежского заповедника // Тр. Воронеж. зап. 1959. Вып. 8. С. 187—231.

*Северова А. И.* Леса, луга и болота Старорусского района и их использование. М., 1969. 88 с.

*Сідаровіч Я. А.* Тыпы і асацыяцыі поймавых дуброў р. Дняпра // Весці АН БССР. Сер. біял. навук. 1965. С. 21—26.

*Смирнов П. А.* Растительность Межпьянья Сергачского и Арзамасского уездов // Произв. силы Нижегор. губ. М., 1927. Вып. 6. С. 47—53.

*Соколова Л. А.* Отчет по экспедиции Ботанического сада АН СССР в Боровичский и Череповецкий округа летом 1930 г. // Изв. Гл. бот. сада. 1931. Т. 30. № 5—6. С. 673—702.

*Солонович И. А.* Пойменные дубравы Припятского заповедника // Ботаника (исслед.). 1975. Вып. 17. С. 40—57.

*Соломещ А. И., Григорьев И. Н., Хазиахметов Р. М.* Синтаксономия лесов Южного Урала. 3. Порядок Quercetalia pubescentis. 1989. Деп. в ВИНИТИ. 51 с.

*Степанов Е. С.* Очерк растительности правого берега р. Волхова от г. Новгорода до д. Слудки и левого берега от г. Новгорода до д. Водосьи // Матер. по исследованию р. Волхов и его бассейна. М., 1926. Вып. 9. С. 1—124.

*Фурсаев А. Д.* Естественные леса в пределах трассы государственной лесной полосы Саратов—Камышин // Уч. зап. Саратов. ун-та. 1952. Т. 29. С. 129—182.

*Цинзерлинг Ю. Д.* География растительного покрова северо-запада Европейской части СССР // Тр. геоморфол. ин-та. 1932. Вып. 4. 377 с.

*Шеляг-Сосонко Ю. Р.* Ліси формації звичайного на території України та їх еволюція. Київ, 1974. 240 с.

*Шипчинский Н. В.* Ботанико-географический очерк северного побережья Невской губы // Зап. Ленингр. сельхоз. ин-та. 1926. Т. 3. С. 25—56.

*Юркевич И. Д., Ловчий Н. С., Гельтман В. С.* Леса Белорусского Полесья. Минск, 1977. 288 с.

*Яковлев Ф. С.* Классификация и основные закономерности распространения ольшаников и дубняков в поймах рек Дона и Н. Волги // Науч. зап. Воронеж. лесохоз. ин-та. 1946. Т. 9. С. 40—55.

*Björnstad A.* A phytocociological investigation of the deciduous forest types in Sögne, Vest-Agler, South Norway // Norw. J. Bot. 1971. 18. N 3—4. P. 191—214.

*Brzeg A., Kasprowicz M., Krotoska T.* Azidofilne lasy z klasy Quercetea roboripetraeae w Welkopolsce. I. Molinio-Quercetum roboris — środkowoeuropejska mokra dąbrowa trzęślicowa // Bad. fizjogr. nad pols. zach. 1989. Ser. B. 39. S. 5—36.

*Diekmann M.* Deciduous forest vegetation in boreo-nemoral Scandinavia // Acta phytogeogr. Suecica. 1994. Vol. 80. 116 p.

*Kielland-Lund J.* Die Waldgesellschaften SO-Norwegens // Phytocoenologia. 1981. Vol. 9. N 1-2. P. 53—250.

*Matuszkiewicz J. M.* Przegląd fitosocjologiczny zbiorowisk leśnych Polski. Bory mieszane i acidofilne dabrowy // Fragm. flor. et geobot. 1988. T. 33. N 1-2. S. 107—190.

*Matuszkiewicz W.* Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski. Warszawa, 1984. 298 s.

## SUMMARY

In this contribution the first description of oak forest types in North-West of European Russia is given. Five plant assotiations and four groups of releves is distinguished. Scorzonero-Quercetum is known only from this region. Others are wide distributed in East Europa. Aegopodio-Quercetum is primary plant assotiation of oak upland forests. Rubo saxatili-Quercetum occurs mainly in floodplains. Scorzonero-Quercetum and Deschampsio-Quercetum develop in result of intensive cattle grazing. Calamagrostio-Quercetum occupies more pure soils and distributes in northern part of nemoral forest range. In herb layer of Rubo saxatili-Quercetum and Deschampsio-Quercetum the nemoral species are unfrequent and these community types are related to Quercetea robori-petraeae from north Central Europa and Scandinavia.

---

УДК 58.08:005:634.948 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 7

### © Т. А. Комарова, Н. Б. Прохоренко

# РЕГИОНАЛЬНЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ШКАЛЫ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ИХ ПРИ КЛАССИФИКАЦИИ ЛЕСОВ ПОЛУОСТРОВА МУРАВЬЕВ-АМУРСКИЙ (ПРИМОРЬЕ)

T. A. KOMAROVA, N. B. PROKHORENKO. LOCAL ECOLOGICAL SCALES AND THEIR USES FOR FOREST VEGETATION CLASSIFICATION IN THE MURAVIJEV-AMURSKY PENINSULA (PRIMORYE)

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159
тел. (4232)310448

Поступила 31.05.1999

Рассматриваются результаты экологической оценки лесных сообществ п-ова Муравьев-Амурский с использованием разработанных нами региональных экологических шкал и некоторых приемов эколого-флористической классификации Браун-Бланке. Сравнительный экологический анализ лесных сообществ позволил сгруппировать их в 11 типов условно коренных и производных типов леса, а также в 4 экологических комплекса, которые распределились по градиентам увлажнения почв между 58 и 72, по активному богатству почв — между 7 и 12 и по температурному режиму среды — между 7 и 10 ступенями.

Ключевые слова: экологические шкалы, дифференциальные (диагностические) виды, типы леса.

В настоящее время существует множество разработок экологических шкал по различным факторам среды для территорий разных стран (Olsen, 1923; Раменский, 1938; Ellenberg, 1950, 1979; Цыганов, 1983, и др.), обзор которых был сделан З. Амбросом (Ambros, 1985). Несмотря на различные принципы составления экологических шкал разными авторами, они хорошо согласуются и приводят к сравнительно близким результатам (Самойлов, 1973; Дидух, Полюта, 1993, и др.).

Большинство отечественных исследователей используют метод Л. Г. Раменского (1938) для составления амплитудно-балльных экологических шкал, учитывающих амплитуду толерантности растений разных видов при различном их обилии. По этому методу были составлены экологические шкалы для разных областей бывшей территории СССР (Раменский и др., 1956; Цаценкин, 1967, 1970; Кашкарова, 1986, и др.). Последователями Раменского было выпущено 7 сводок, в которых приведены характеристики более 4000 видов растений по 4—6 экологическим факторам.

Растительность Дальнего Востока в меньшей степени исследовалась с помощью этого метода. Экологические шкалы были разработаны В. П. Селедцом (1975, 1976) только для дальневосточных луговых растений и сообществ. Некоторые лесные виды приведены в сводке по экологической оценке кормовых угодий Сибири и Дальнего Востока (Цаценкин и др., 1978), а также включены в фитоиндикационные экологические таблицы, составленные для подзоны хвойно-широколиственных лесов Д. Н. Цыгановым (1983). Однако чрезвычайно широкий ареал для приведенных лесных видов практически исключает применение этих шкал для отдельных узких регионов. На необходимость разработки региональных экологических шкал, в которых четко устанавливаются границы сопряженной взаимосвязи между компонентами растительного покрова и условиями их обитания, указывали ряд авторов (Работнов, 1958; Викторов и др., 1962; Корчагин, 1971, и др.).

В задачу исследования входила разработка региональных экологических шкал по факторам увлажнения, активного богатства почв и температурного режима местообитаний для видов высших сосудистых растений, произрастающих в лесах зеленой зоны п-ова Муравьев-Амурский. Кроме того, была предпринята попытка составить классификационную схему лесной растительности рассматриваемой территории с помощью разработанных региональных экологических шкал, а также некоторых приемов эколого-флористической классификации Браун-Бланке.

## Материалы и методика исследований

Основой для построения региональных экологических шкал и последующей классификации лесной растительности служили 182 геоботанических описания лесных сообществ, проведенные в течение 1991—1998 гг. в зеленой зоне п-ова Муравьев-Амурский, расположенного в южной части Приморского края. Рельеф мелкогорный и холмисто-увалистый с наивысшей отметкой 474 м над ур. м. Климат муссонный, складывающийся под влиянием холодных и сухих северо-западных ветров, дующих со стороны материка зимой, а также юго-восточных ветров, которые дуют со стороны Тихого океана на материк летом. Среднегодовая температура воздуха — 5.3 °С, а среднегодовое количество осадков — 644 мм (Туркеня, 1991).

Согласно геоботаническому районированию Дальнего Востока (Колесников, 1961), рассматриваемая территория относится к Восточно-Азиатской хвойно-широколиственной области, Маньчжуро-Приморской провинции кедрово-широколиственных и дубовых лесов и к горно-приморскому Сучано-Владивостокскому округу дубовых, широколиственных, чернопихтово-широколиственных и кедрово-широколиственных с грабом лесов. Под широколиственными и хвойно-широколиственными лесами формируются бурые горно-лесные почвы, в долинах на речном аллювии развиваются бурые лесные, а также пойменные дерново-аллювиальные и болотные почвы.

ТАБЛИЦА 1

Соотношение показателей обилия по Друде (ОД), проективного обилия (ПО), частного проективного покрытия (ЧП) и обилия-покрытия (ОП)

| ОД | ПО | | ЧП | ОП |
|---|---|---|---|---|
| | Обозначения | | | |
| | буквенные | числовые, % | % | |
| $Cop_2$, $cop_3$ | m | Более 8 | Более 26 | 4—5 |
| $Cop_1$, sp | c | 2.5—8 | 7—26 | 2—3 |
| Sp, sol | n | 0.2—2.5 | 2—6 | 1—2 |
| Sol | p | 0.1—0.2 | 0.11—1 | 1 |
| Un | s | Менее 0.1 | Менее 0.1 | + |

Описания растительных сообществ проводились нами согласно общепринятым геоботаническим и лесоводственным методикам и включали в себя характеристики топографического положения, почвы и растительности всех ярусов. При описании фитоценозов устанавливались детальный видовой состав и количественное участие каждого вида. Степень участия видов в фитоценозах оценивалась по различным показателям: обилию по Друде, проективному обилию по Л. Г. Раменскому (1937), частному проективному покрытию и обилию-покрытию, используемому в методике эколого-флористической классификации Браун-Бланке (Ellenberg, 1956; Александрова, 1969, и др.) (соотношение этих показателей приводится в табл. 1).

Показатели обилия-покрытия по шкале Браун-Бланке соответствуют следующим процентным соотношениям частного проективного покрытия: + — <1; 1 — 1—5; 2 — 6—15; 3 — 16—25; 4 — 26—50; 5 — >51 %.

## Экологические шкалы для высших сосудистых растений лесов п-ова Муравьев-Амурский

Предварительно перед разработкой региональных экологических шкал производилась сортировка геоботанических описаний по признакам растительного покрова (видовому составу, основным доминантам, ярусной и синузиальной структуре сообществ и др.) и комплексу косвенно-действующих факторов (положению в рельефе, механическому составу почв, уровню залегания грунтовых вод и т. д.). Сортировка геоботанических описаний по различным признакам растительного покрова и энтопическим показателям позволила провести предварительную группировку исследуемых фитоценозов. Далее проводилось ранжирование групп описаний вдоль отдельных прямодействующих факторов — увлажнению, активному богатству почв и температурному режиму местообитаний. При этом из 120 ступеней увлажнения стандартной шкалы Раменского для составления местных шкал нами были отобраны 16 (58—73), соответствующих следующим условиям местообитаний:

| **Ступени** | **Условия местообитаний** |
|---|---|
| 58—60 | Мезоксерофитные с сухими, периодически свежими почвами |
| 61—62 | Ксеромезофитные со свежими, периодически сухими почвами |
| 63—65 | Мезофитные со свежими почвами |
| 66—67 | Гигромезофитные со свежими, периодически влажными почвами |
| 68—69 | Мезогигрофитные с влажными, периодически свежими почвами |
| 70—72 | Гигрофитные с влажными почвами |
| 73 | Гигрофитные с влажными, периодически сырыми почвами |

Из стандартной шкалы активного богатства и засоленности почв были отобраны 7 ступеней, соответствующие следующим условиям почвенного богатства:

| **Ступени** | **Почвенное богатство** |
|---|---|
| 6 | Олиготрофные |
| 7—8 | Мезоолиготрофные |
| 9 | Олигомезотрофные |
| 10 | Мезотрофные |
| 11 | Мегамезотрофные |
| 12 | Мезомегатрофные |

Для составления экологического ряда по температурному режиму, или зонального режима тепла, были использованы шкалы терморежима, разработанные Д. Н. Цыгановым (1976, 1983). Из 8 экологических свит, выделенных им для подзоны хвойно-широколиственных лесов, изучаемым нами лесам соответствовали только следующие 4:

| **Баллы** | Экологическая свита |
|---|---|
| 7 | Суббореальная |
| 8 | Бореонеморальная |
| 9 | Эунеморальная |
| 10 | Термонеморальная |

Как известно, основные изменения температурного режима в горных условиях происходят в связи с высотным градиентом. На п-ове Муравьев-Амурский средняя высота хребтов составляет 200—400 м над ур. м., что и определяет незначительную амплитуду колебаний терморежима. Термический режим зависит также от характера рельефа — экспозиции, крутизны и открытости склонов. Местообитания с термонеморальным режимом тепла связаны главным образом с крутыми склонами южных румбов и хорошо прогреваемыми вершинами невысоких хребтов. Более прохладные местообитания с бореонеморальным режимом тепла характерны для северных открытых склонов и замкнутых долин горных речек. Основные зональные черты в исследуемом районе отражают местообитания с эунеморальным режимом тепла.

Разработка экологических шкал проводилась согласно методике Л. Г. Раменского (1938) в несколько этапов: 1) составление групп описаний и установление опорных или представительных описаний, необходимых для диагностики условий местообитания в группах; 2) расположение опорных точек и соответствующих им групп описаний вдоль направления возрастания или убывания экологического фактора; 3) определение функций толерантности растений разных видов к экологическому фактору и построение экологических шкал как системы вложенных интервалов, задающих диапазоны толерантности на факторной оси; 4) оценка близости конкретных описаний к каждой из групп описаний с учетом выявленных диапазонов толерантности; 5) определение направлений изменения растительного покрова под влиянием факторов среды.

Данная методика позволила сформировать ряды описаний фитоценозов и характеризуемых ими местообитаний, а затем ориентировать их в многомерном пространстве соответствующих прямодействующих факторов среды.

В исходный ряд данных были включены 11 групп описаний, характеризующихся сравнительно близкими отношениями к условиям среды внутри группы и различными между описаниями разных групп. Каждой группе описаний, упорядоченных вдоль направления возрастания градаций каждого прямодействующего фактора, присваивалось определенное значение ступеней.

Для обработки обширного геоботанического материала была использована специальная компьютерная программа, составленная Л. Я. Ащепковой. В результате компьютерной обработки были разработаны региональные экологические шкалы для 279 видов высших сосудистых растений, произрастающих в лесах зеленой зоны г. Владивостока. При этом оцениваемые экологические градиенты учитывали только специфику местной флоры, а экологическая толерантность разных видов растений основывалась только на влиянии региональных факторов. Из-за большого объема региональные экологические шкалы в настоящей работе не приводятся.

### Эколого-ценотический анализ лесных сообществ

Важным критерием для установления экологических различий лесных сообществ и различных их группирований может служить экологический состав слагающих их видов, который позволяет получить достаточно полную информацию об условиях среды. Такие группы взаимно сопряженных видов со сходной экологией выделяются при способе табличной сортировки геоботанических описаний по методике Браун-Бланке (Ellenberg, 1956; Александрова, 1969, и др.). Табличная сортировка позволяет выделить группы сопряженных дифференциальных (диагностических) видов, а затем и безранговых единиц растительности (фитоценонов), объединяющих сообщества со сходным сочетанием блоков дифференциальных видов.

В результате табличной обработки выборки из 182 описаний лесных фитоценозов были исключены 79 описаний в связи с их переходным характером. Это позволило разомкнуть континуум в распределении сообществ, который отмечался в первичной матрице исходных описаний. Оставшиеся 103 геоботанических описания были использованы для составления дифференцирующей таблицы. В качестве показателей количественного участия видов в каждом конкретном описании использованы величины обилия-покрытия по Браун-Бланке, соотношение которых с другими показателями обилия приведены в табл. 1. В дифференцирующей таблице были выделены 12 блоков взаимно сопряженных дифференциальных видов, а также 11 фитоценонов со сходным набором блоков дифференциальных видов. Громоздкая дифференцирующая таблица в данной работе не приводится, а даны рассчитанные на ее основе показатели постоянства растений разных видов для каждого фитоценона (табл. 2).

Показатели постоянства устанавливались по процентному соотношению числа описаний, в которых присутствуют растения того или иного вида, к общему количеству описаний в фитоценоне. Полученные конкретные величины постоянства каждого вида затем переводились в классы постоянства, традиционно используемые в методике Браун-Бланке: I — <20, II — 21—40, III — 41—60, IV — 61—80, V — 81—100 %.

Выделенные в таблице блоки сопряженных дифференциальных видов характеризуют определенный диапазон экологических факторов среды. Так, 1-й блок, представленный 2 таежно-подгольцовыми видами (*Betula lanata* и *Syringa wolfii*), характеризует прохладные, сухие и бедные местообитания на каменистых склонах и горных россыпях преимущественно верхних частей хребтов. 2-й блок, состоящий только из 1 вида олиготрофного полулистопадного кустарника — рододендрона остроконечного (*Rhododendron mucronulatum*), отражает также бедные, хорошо дренированные местообитания в условиях хорошего освещения. Блоки 3 и 4 объединяют мезоксерофитные и ксеромезофитные виды, индицирующие инсолируемые и теплые местообитания с сухими, периодически свежими, сильно дренированными и довольно бедными почвами. Большинство видов этой группы относится к дубравному типу ценоэлемента (Крылов, 1969, 1984), представители которого отличаются светолюбием и засухоустойчивостью. Диагностические виды блоков 5 и 6 характеризуют умереннотеплые местообитания с хорошо развитыми, достаточно увлажненными и богатыми почвами. Большинство их представителей относится к неморальному типу ценоэлемента (Крылов, 1969), для которого свойственны мезомегатрофность, мезофитность и умеренная теневыносливость. Дифференциальные виды блоков 7 и 8 указывают на гигромезо-

## ТАБЛИЦА 2

Постоянство диагностичсских видов в разных классификационных единицах

| Диагностические виды | Значения постоянства диагностических видов | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X | XI |
| Экологический комплекс | А. Прохладно-сухие дубово-кедровые леса с березой шерстистой | | | | | | | | | | |
| *Betula lanata* | $V_{2-3}$ | | | | | | | | | | |
| *Syringa wolfii* | II | | | | | | | | | | |
| Экологический комплекс | B. Тепло-сухие дубово-кедровые лeса | | | | | | | | | | |
| *Lespedeza bicolor* | IV | $V_4$ | $V_{1-4}$ | V | III | | | | | | |
| *Adenophora pereskiifolia* | | II | $V_{1-2}$ | IV | IV | | | | | | |
| *Vincetoxicum acuminatum* | | $III_{1-2}$ | $IV_{1-2}$ | V | III | | | | | | |
| *Calamagrostis brachytricha* | I | I | IV | IV | II | | | | | | |
| *Lysimachia clethroides* | | + | IV | V | I | | | | | | |
| Экологичсский комплекс | C. Умереннотепло-свежие чернопихтово-широколиствснные леса с кедром корейским и грабом | | | | | | | | | | |
| *Polystichum subtripteron* | | | | | II | I | $IV_{-3}$ | II | III | I | |
| *Cerasus sargentii* | | | | | | III | III | II | I | + | |
| *Ribes maximoviczianum* | | | | | + | II | V | III | | + | |
| *Euonymus maximowicziana* | | | | | I | I | III | IV | | I | |
| Экологический комплекс | D. Умереннотепло-свежие чернопихтово-широколиственные леса с ясснем маньчжурским и ильмом японским | | | | | | | | | | |
| *Alnus hirsuta* | | | | | | | + | V | V | $V_{-2}$ | $V_{3-4}$ |
| *Sorbaria sorbifolia* | | | | | + | I | I | IV | IV | $V_{1-3}$ | $V_{1-2}$ |
| *Carex dispalata* | | | | | | | | $IV_{-2}$ | $V_{1-2}$ | $III_{1-2}$ | $V_{-3}$ |
| *Caltha sylvestris* | | | | | | I | + | IV | III | V | $V_{-2}$ |
| *Carex uda* | | | | | + | | | IV | IV | IV | III |
| *Equisetum hyemale* | | | | | | I | II | $V_{1-2}$ | V | $III_{-2}$ | I |
| Типы леса | | | | | | | | | | | |
| 1. *Betula lanata* | $V_{2-3}$ | | | | | | | | | | |
| *Syringa wolfii* | II | | | | | | | | | | |
| 2. *Rhododendron mucronulatum* | $IV_4$ | $IV_{-3}$ | | | | | | | | | |
| 3. *Melampyrum roseum* | III | IV | II | | | | | | | | |
| *Carex nanella* | $IV_{2-3}$ | $IV_{1-4}$ | III | + | I | | | | | | |
| *Artemisia keiskeana* | III | $V_{1-2}$ | $IV_{1-2}$ | + | + | | | | | | |
| *Poa skvortzovii* | I | IV | V | + | | | | | | | |
| *Spodiopogon sibiricus* | II | IV | III | | | | | | | | |
| 4. *Campanula punctata* | | IV | V | IV | V | V | | + | | I | |
| *Vicia unijuga* | | $V_{-2}$ | $V_{1-2}$ | V | V | III | + | | | | |

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

| Диагностические виды | Значения постоянства диагностических видов | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X | XI |
| *Geranium maximowiczii* | I | II | $V_{-2}$ | V | III | IV | + | + | | | |
| *Potentilla fragarioides* | II | V | IV | V | IV | IV | | + | + | | |
| *Lathyrus humilis* | | II | IV | III | V | V | | | | + | |
| 5. *Oxalis acetosella* | I | | | | | V | $V_{1-2}$ | $V_{-2}$ | V | II | |
| *Hylomecon vernalis* | | | | | V | V | $V_{-2}$ | IV | V | II | |
| *Ulmus laciniata* | | | | + | IV | III | V | IV | IV | + | |
| *Ribes mandshuricum* | | | | | III | V | V | IV | IV | III | |
| 6. *Acer barbinerve* | | | | + | II | $V_{-2}$ | $V_{1-2}$ | $V_{1-2}$ | $IV_{-2}$ | III | IV |
| *Lunathyrium pycnosorum* | | | | + | | III | IV | $V_{-2}$ | IV | $V_{-2}$ | III |
| *Adoxa moschatellina* | | | | | | IV | V | IV | III | IV | IV |
| *Smilacina hirta* | | | I | + | + | IV | III | IV | $V_{-2}$ | V | III |
| 7. *Fraxinus mandshurica* | | | | + | II | + | IV | $V_{2-3}$ | $V_{1-4}$ | $V_{3-5}$ | $V_{3-5}$ |
| *Phellodendron amurense* | | | | + | II | I | III | $V_{-2}$ | $V_{2-4}$ | IV | IV |
| *Acer mandshuricum* | | | | | I | II | V | $V_{-2}$ | $V_{-5}$ | III | III |
| 8. *Aconitum albo-violaceum* | | | | + | + | | I | IV | V | + | |
| *Sanicula rubriflora* | | | | + | | + | + | IV | V | II | |
| *Arisaema robustum* | | | | | | | | III | V | II | |
| 9. *Populus maximowiczii* | | | | | | | + | + | V | | |
| *Cornopteris crenulato-serrulata* | | | | | | | + | | $IV_{-3}$ | | |
| *Lonicera maackii* | | | | | | | | + | III | + | |
| 10. *Symplocarpus renifolius* | | | | | | | | | | $IV_{2-5}$ | |
| *Saussurea umbrosa* | | | | | | | | | | IV | |
| 11. *Onoclea sensibilis* | | | | | | | | + | | $V_{-2}$ | IV |
| *Senecio litvinovii* | | | | | | | | | | III | V |
| *Impatiens furcillata* | | | | | | | | + | | III | V |
| *Angelica maximowiczii* | | | | | | | | | | III | V |
| *Thalictrum contortum* | | | | | | | | + | + | III | III |
| *Spiraea salicifolia* | | | | | | | | | | III | III |
| 12. *Carex appendiculata* | | | | | | | | | | I | $V_{2-5}$ |
| *Sanquisorba parviflora* | | | | | | | | | | | IV |
| *Lycopus lucidus* | | | | | | | | | | | IV |
| *Gentiana triflora* | | | | | | | | | | | III |

фитные местообитания с хорошо развитыми богатыми почвами в условиях хорошего увлажнения и достаточного дренажа. Блоки 9—12 объединяют мезогигрофитные и гигрофитные виды, последовательно характеризующие влажные, периодически сырые и сырые местообитания плоских террас и долин речек. Большая часть видов этих блоков относится к уремному типу ценоэлемента (Крылов, 1984), объединяющего характерные растения пойменных лесов и крупнокустарниковых сообществ, находящихся под воздействием периодического затопления или медленно текущих полых вод.

С помощью табличной обработки по методике Браун-Бланке были также выделены 11 безранговых единиц — фитоценонов, объединяющих сообщества со сходной экологией. Анализ экологических особенностей каждого фитоценона позволил упорядочить их по градиентам исследуемых экологических факторов, что составляет одну из задач составления экологических шкал.

## Использование экологических шкал и дифференциальных видов для выделения классификационных единиц

Экологические шкалы можно использовать не только для экологической оценки отдельных видов, но и растительных сообществ в целом. С этой целью в геоботанических описаниях переводились показатели обилия (по шкале Друде и частного проективного покрытия) у каждого вида в буквенные обозначения проективного обилия Раменского согласно данным табл. 1. Затем против каждого вида проставляли значения ограничительных ступеней по градиентам увлажнения и активного богатства почв из разработанной нами экологической таблицы. Дальнейший расчет проводился по методу засечек (Раменский, 1938; Раменский и др., 1956, и др.) с помощью разработанной Л. Я. Ащепковой компьютерной программы. В результате была установлена количественная ступень по факторам увлажнения и активного богатства почв для каждого фитоценоза взятой выборки. Сравнительный анализ показателей ступеней у отдельных геоботанических описаний позволил установить амплитуду их разброса по каждому из рассматриваемых экологических факторов внутри фитоценонов. При этом проводилась проверка на гомогенность каждого фитоценона. Описания сообществ с резко отклоняющимися показателями ступеней переводились в другие фитоценоны (в случае соответствия их и по другим показателям в этой группе) или отбрасывались.

Экологическая однородность фитоценонов по рассматриваемым прямодействующим факторам оценивалась параллельно по экологическим шкалам и присутствию или отсутствию блоков сопряженных дифференциальных видов.

Помимо сходства экотопов, состава и структуры фитоценозов учитывались также особенности возрастного и сукцессионного развития сообщества, а также характера и степени их нарушения. В связи с повсеместным воздействием человека на леса зеленой зоны г. Владивостока здесь практически не сохранились коренные ненарушенные биогеоценозы. Леса, испытавшие воздействие человека, но в определенной степени сохранившие облик коренных насаждений, мы отнесли к условно коренным биогеоценозам. Для установления близости к ним производных сообществ учитывались сходство их местоположения, наличие общих блоков сопряженных диагностических видов и соответствие показателей увлажнения, активного богатства почв и температурного режима местообитаний. Сравнительный анализ условно коренных и их производных сообществ подтвердил вывод В. Н. Федорчука (1976) о том, что для одного типа местоположения изменчивость основных экологических факторов не выходит за пределы амплитуды варьирования, которая наблюдается при лесовосстановительных сменах данного участка. В большинстве случаев в ходе сукцессий характерна относительная стабильность экологических параметров, и показатели увлажненности и активного богатства почв в пределах одного типа леса редко превышают 2—3 ступени, что было нами отмечено ранее (Комарова, Ащепкова, 1999). Таким образом, экологические особенности растительных сообществ находятся в более высокой зависимости от энтопических признаков (рельефа, типов почв и т. д.), чем от состояния самой растительности.

Критерием постоянства экологического облика сообществ, находящихся на разных этапах сукцессий, могут служить классы постоянства дифференциальных видов, используемых в методике Браун-Бланке. Как следует из данных табл. 2, комбинации сопряженных дифференциальных видов достаточно постоянны в выделенных фитоценонах и могут служить вполне четким критерием для выделения хорошо дифференцируемых лесотипологических единиц.

## Классификация лесов п-ова Муравьев-Амурский

Типологическое разнообразие лесов п-ова Муравьев-Амурский изучалось на основе различных классификационных направлений: морфолого-физиономического, основанного на концепции доминантов (Соловьев, 1935), географо-генетического дальневосточной школы Ивашкевича—Колесникова (Васильев, Колесников, 1962; Куренцова, 1968; Васильев, 1972) и эколого-флористического западно-европейской школы Браун-Бланке (Прохоренко и др., 1996).

Нами предпринята попытка провести классификацию лесной растительности п-ова Муравьев-Амурский на основе комбинирования разных классификационных направлений и подходов: географо-генетического, эколого-флористического и лесотипологического комбинированного метода, разработанного В. Н. Федорчуком с соавт. (1974). При использовании методов эколого-флористической классификации ограничивались только первым этапом: составлением дифференцирующей таблицы путем группирования близких по экологии видов и выделением безранговых единиц — фитоценонов. В соответствии с лесотипологическим комбинированным методом проводили неоднократную сортировку описаний по энтопическим показателям и признакам самой растительности, а также по комбинациям блоков сопряженных дифференциальных видов и региональным экологическим шкалам.

В качестве основной единицы классификации принят тип леса по Б. П. Колесникову (1956), выступающий как определенный этап лесообразовательного процесса, включающий разные стадии возрастных и коротковосстановительных смен, свойственных данному типу условий местопроизрастания. В более поздней работе Б. П. Колесников с соавт. (1974) в понятие «тип леса» включил и длительно-производные насаждения, в то время как устойчиво производные насаждения отнесли к самостоятельному производному типу леса. Таким образом, помимо условно коренных типов леса, включающих разные стадии возрастных, коротко- и длительновосстановительных смен, в самостоятельный производный тип леса отнесены устойчиво производные леса, в которых под влиянием экзогенных природных или антропогенных факторов произошли необратимые изменения как в растительном покрове, так и в условиях местообитания.

Типы леса объединены в «экологические комплексы» на основе близости их типов лесорастительных условий по режимам основных прямодействующих факторов (Комарова, Ащепкова, 1999).

В настоящей работе мы ограничились лишь теми классификационными единицами, которым смогли придать экологическое обоснование. В результате были выделены 11 условно коренных и производных типов леса, включенные в 4 экологических комплекса (A, B, C, D), названия которых приведены далее.

A. Прохладно-сухие дубово-кедровые леса с березой шерстистой.

I. Условно коренной дубово-кедровый с березой шерстистой и сиренью Вольфа рододендроново-редкопокровный тип леса.

B. Тепло-сухие дубово-кедровые леса.

II. Устойчиво производный леспедециево-рододендроновый марьянниково-полынный дубняк.

III. Устойчиво производный леспедециевый злаково-мелкоосоково-разнотравный дубняк.

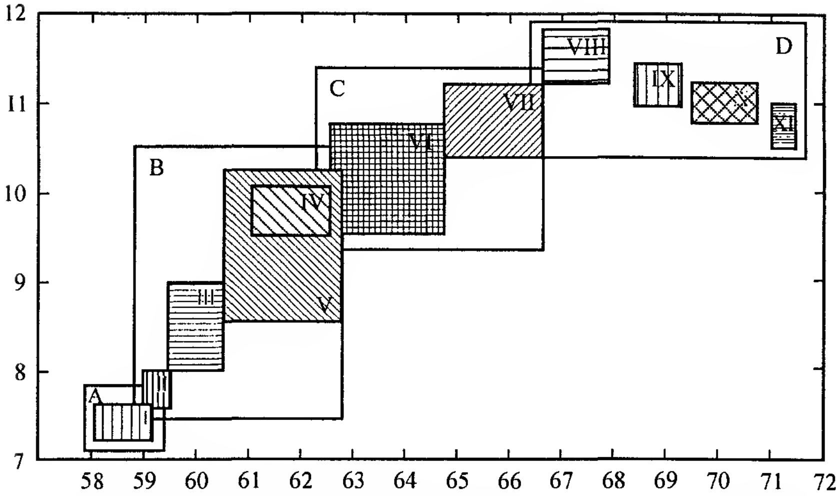


Рис. 1. Пределы распространения экологических комплексов и типов леса по шкалам увлажнения и активного богатства почв.

По оси абсцисс — шкала увлажнения; по оси ординат — шкала активного богатства почв. Названия экологических комплексов и типов леса приведены в тексте.

IV. Условно коренной папоротниково-мелкоосоково-разнотравный кленово-грабовый дубово-кедровый тип леса с участием пихты цельнолистной.

V. Устойчиво производный лещинно-леспедециевый папоротниково-разнотравно-мелкоосоковый дубняк.

С. Умереннотепло-свежие чернопихтово-широколиственные леса с кедром корейским и грабом.

VI. Условно коренной папоротниково-широкотравный кленово-грабовый чернопихтово-широколиственный тип леса с участием кедра корейского.

VII. Условно коренной широкотравно-осоково-папоротниковый грабовый кедрово-чернопихтово-широколиственный тип леса с участием березы желтой.

D. Умереннотепло-влажные чернопихтово-широколиственные леса с ясенем маньчжурским и ильмом японским.

VIII. Условно коренной лианово-многокустарниковый широкотравно-осоково-папоротниковый кедрово-чернопихтово-широколиственный тип леса.

IX. Устойчиво производный многокустарниковый хвощево-осоково-папоротниковый ильмово-ясеневый тип леса.

X. Условно коренной таволгово-рябинниковый симплокарпусово-осоково-папоротниковый ясеневый тип леса с участием пихты цельнолистной.

XI. Устойчиво производный таволгово-рябинниковый папоротниково-гигрофитноразнотравно-кочкарноосоковый ольхово-ясеневый тип леса.

Для каждого экологического комплекса и типа леса, сопряженных с определенными условиями среды, можно дать экологическое обоснование по соответствующим группам диагностических видов (табл. 2), а также по характеру расположения их в координатах основных экологических факторов (рис. 1, 2).

Среди групп диагностических видов, представленных в табл. 2, в качестве индикаторов экологического комплекса прохладно-сухих дубово-кедровых лесов с березой шерстистой (А) служат древесные виды (*Betula lanata* и *Syringa wolfii*), отражающие местообитания с бедными и сильно дренированными почвами в условиях хорошего освещения и прохладного температурного режима. В этом экологическом комплексе выделен только 1 условно коренной дубово-кедровый с березой шерстистой и сиренью Вольфа рододендроново-редкопокровный тип леса (I), связанный в своем распространении с сильно каменистыми почвами верхних частей теневых склонов наиболее высоких хребтов п-ова Муравьев-Амурский. Как следует из пока-

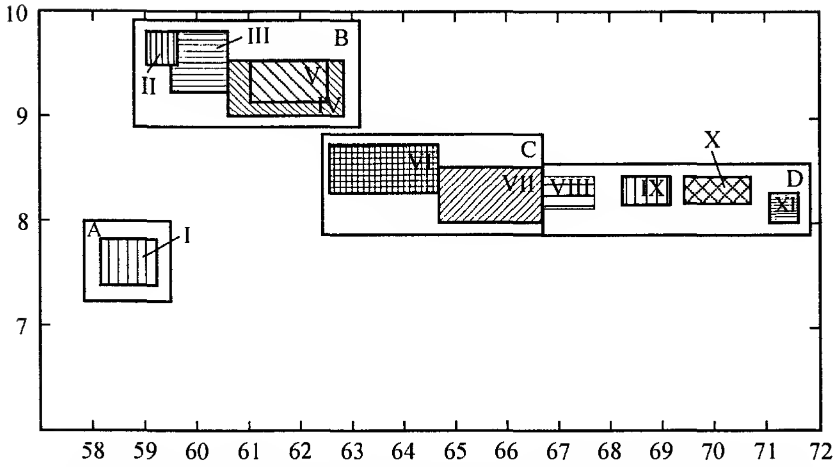


Рис. 2. Пределы распространения экологических комплексов и типов леса по шкалам увлажнения и температурного режима.

По оси абсцисс — шкала увлажнения; по оси ординат — шкала температурного режима. Названия экологических комплексов и типов леса приведены в тексте.

зателей рис. 1, зона толерантности сообществ данного типа леса не выходит за пределы мезоксерофитных и мезоолиготрофных местообитаний, а по температурному режиму находится в границах наиболее прохладных для исследуемого района суббореальной и бореонеморальной экологических свит (рис. 2).

Экологический комплекс тепло-сухих дубово-кедровых лесов (В) объединяет фитоценозы, распространенные в средних и верхних частях хорошо инсолируемых склонов различной крутизны на сухих, периодически сухих и свежих бурых горнолесных почвах. В качестве индикаторов этого комплекса выступает группа *Lespedeza bicolor*, объединяющая свето- и теплолюбивые мезоксерофитные и ксеромезофитные растения, способные переносить дефицит влаги и относительную бедность почв. На основании данной группы диагностических видов Р. Р. Гумаровой с соавт. (1994) выделен союз Lespedezo bicoloris-Quercion mongolicae при классификации лесной растительности п-ова Муравьев-Амурский по методу Браун-Бланке. Сообщества, принадлежащие этому экологическому комплексу, из-за сухости местообитаний с давних пор подвергались воздействию пожаров, поэтому здесь устойчивые позиции занял пожароустойчивый дуб монгольский, формирующий устойчиво производные насаждения.

Наиболее теплые местообитания с самыми бедными и сухими почвами в пределах данного экологического комплекса характерны для фитоценозов устойчиво производного леспедециево-рододендронового марьянниково-полынного дубняка (II), экологические особенности которого диагностируют ксеромезофитный олиготрофный полулистопадный кустарник *Rhododendrom mucronulatum* и группа *Melampyrum roseum*.

В более благоприятных условиях по режимам увлажнения и почвенного богатства формируются сообщества кленово-грабовых лесов с участием пихты цельнолистной (IV). В сходных лесорастительных условиях, но с более узкой зоной толерантности по режимам увлажнения и активного богатства почв (рис. 1) распространены фитоценозы производного дубового леса (V).

Экологический комплекс умереннотепло-свежих чернопихтово-кедрово-широколиственных лесов с участием граба включает в себя сообщества, распространенные на умеренно и слабо инсолируемых среднекрутых и пологих склонах, а также по высоким хорошо дренированным речным террасам. Диагностирует этот экологический комплекс группа *Polystichum subtripteron*, характеризующая достаточно богатые и хорошо увлажненные экотопы в условиях умеренного или недостаточного освещения. Почвы бурые горно-лесные, средней и сильной степени гумусированности, свежие, периодически влажные и влажные. В настоящее время сообщества с доминированием пихты цельнолистной и кедра корейского занимают не более 5% от площади всех лесных насаждений полуострова, в то время как в прошлое столетие они играли здесь господствующую роль (Пржевальский, 1947). Характерными чертами чернопихтово-широколиственных и кедрово-чернопихтово-широколиственных лесов служат сложный по структуре и разнообразный по видовому составу древостой (до 17 видов), многовидовой мозаичный подлесок и хорошо развитый травяной покров, образованный мезофитными и гигромезофитными видами широкотравья, папоротников и осок. По эколого-флористическим особенностям данный экологический комплекс близок к союзу Abieti holophyllae-Carpion cordatae, выделенному Р. Р. Гумаровой с соавт. (1994) для п-ова Муравьев-Амурский.

Об основных экологических различиях сообществ двух условно коренных типов леса (VI и VII), выделенных в данном комплексе, дает наглядное представление пространственная координация их по градиентам основных прямодействующих факторов (рис. 1, 2). На более теплые и дренированные местообитания в типе леса VI указывает также присутствие в сообществах диагностических видов группы *Campanula punctata*, объединяющей свето- и теплолюбивые ксеромезофитные растения.

Экологический комплекс умереннотепло-влажных чернопихтово-широколиственных лесов с ясенем маньчжурским и ильмом японским имеет свой блок диагностических видов (группа *Alnus hirsuta*), представленный таежно-болотными и уремными гигрофитами. Наиболее плодородные и дренированные почвы в пределах данного экологического комплекса занимают фитоценозы условно коренных кедрово-чернопихтово-широколиственных лесов (VIII), распространенных на шлейфах горных склонов и высоких надпойменных террас. Оптимальные режимы увлажнения и активного богатства почв определяют формирование здесь наиболее богатых по флористическому составу и сложных по структуре сообществ с хорошо развитыми древесным, кустарниковым и кустарничково-травяным ярусами. Своих диагностических видов сообщества этого типа леса не имеют. По мере возрастания почвенного увлажнения и снижения активного богатства почв в местообитаниях, характерных для следующих 3 типов леса (IX, X, XI), все более четко выделяются группы диагностических видов (табл. 2). Сообщества устойчиво производного ильмово-ясеневого леса (IX) диагностирует группа *Populus maximowiczii*, отражающая местообитания с влажными дренированными почвами на речном аллювии. Условно коренные ясеневые леса с участием пихты цельнолистной и кедра корейского (X) индицирует группа *Symplocarpus renifolius*, характеризующая близкое залегание грунтовых вод без заболачивания почв. Группа *Carex appendiculata*, диагностирующая фитоценозы устойчиво производных ольхово-ясеневых лесов (XI), указывает на избыток влаги и наличие процессов заболачивания в почве.

Таким образом, совместное использование методов эколого-флористической классификации Браун-Бланке, основанной на выделении безранговых единиц по группам диагностических видов, и экологических шкал Раменского повышает не только надежность выделения и распознавания экологически однородных таксонов, но и позволяет наглядно представить их в координатах основных прямодействующих факторов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Александрова В. Д.* Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л., 1969. 275 с.

*Васильев Н. Г.* Растительность заповедника «Кедровая падь» // Флора и растительность заповедника «Кедровая падь». Владивосток, 1972. С. 17—42.

*Васильев Н. Г., Колесников Б. П.* Чернопихтово-широколиственные леса Южного Приморья. М.; Л., 1962. 147 с.

*Викторов С. В., Востокова В. А., Вышивкин Д. Д.* Введение в индикационную геоботанику. М., 1962. 227 с.

*Гумарова Р. Р., Прохоренко Н. Б., Верхолат В. П.* Характеристика синтаксонов лесной растительности п-ова Муравьева-Амурского. Владивосток, 1994. 95 с. В Деп. ВИНИТИ. № 2891-В94.

*Дидух Я. П., Полюта П. Г.* Сравнительная характеристика фитоиндикационных экологических шкал (на примере увлажнения почв) // Экология. 1993. № 5. С. 32—40.

*Кашкарова В. П.* Гелиморфная структура лесостепных фитоценозов. М., 1986. 106 с.

*Колесников Б. П.* Кедровые леса Дальнего Востока. М.; Л., 1956. 261 с.

*Колесников Б. П.* Геоботаническое районирование Дальнего Востока // Дальний Восток: Физико-географическая характеристика. М., 1961. С. 181—245.

*Колесников Б. П., Зубарева Р. С., Смолоногов Е. П.* Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области. Свердловск, 1974. 176 с.

*Комарова Т. А., Ащепкова Л. Я.* Разработка региональных экологических шкал и использование их при классификации лесов с участием сосны кедровой корейской (*Pinus koraiensis*) // Комаровские чтения. Владивосток, 2000. Вып. 47. С. 7—72.

*Корчагин А. А.* Использование растительных сообществ как индикаторов среды // Теоретические вопросы фитоиндикации. Л., 1971. С. 7—15.

*Крылов А. Г.* Ценотический анализ флоры кедровых лесов Алтая // Типы лесов Сибири. Красноярск, 1969. С. 3—24.

*Крылов А. Г.* Жизненные формы лесных фитоценозов. Л., 1984. 184 с.

*Куренцова Г. Э.* Растительность Приморского края. Владивосток, 1968. 192 с.

*Пржевальский Н. М.* Путешествие в Уссурийском крае 1867—1869. М., 1947. 310 с.

*Прохоренко Н. Б., Гумарова Р. Р., Верхолат В. П.* Флористическая классификация лесов полуострова Муравьев-Амурский // Комаровские чтения. Владивосток, 1996. Вып. 42. С. 70—100.

*Работнов Т. А.* К методике составления экологических шкал // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 4. С. 518—527.

*Раменский Л. Г.* Инвентаризация естественных сенокосов и пастбищ СССР и методические основы природно-производственной типологии земель // Тр. ВАСХНИЛ. 1937. Т. 31. № 2. С. 11—36.

*Раменский Л. Г.* Введение в комплексное геоботаническое исследование земель. М., 1938. 620 с.

*Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 471 с.

*Самойлов Ю. И.* Некоторые результаты сравнения экологических шкал Раменского, Элленберга, Хундта и Клаппа // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 5. С. 646—655.

*Селедец В. П.* Применение экологических шкал при изучении антропогенной динамики растительности пригородных зон на Дальнем Востоке // Тез. докл. XII Междунар. бот. конгр. Л., 1975. Т. 2. 553 с.

*Селедец В. П.* Применение метода экологических шкал в ботанических исследованиях на советском Дальнем Востоке // Комаровские чтения. Владивосток, 1976. Вып. 24. С. 62—78.

*Соловьев К. П.* Материалы к изучению растительного покрова п-ова Муравьева-Амурского // Тр. ДВФ АН СССР. Сер. бот. 1935. Т. 1. С. 171—226.

*Туркеня В. Г.* Биологические аспекты микроклимата муссонной зоны Дальнего Востока. Владивосток, 1991. 203 с.

*Федорчук В. Н.* Совместное использование методов Браун-Бланке и Раменского для выделения экологически однородных групп лесных сообществ // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 6. С. 859—868.

*Федорчук В. Н., Дыренков С. А., Чертов О. Г.* Опыт применения комбинированного метода выделения лесотипологических единиц в северной части Карельского перешейка // Экология. 1974. № 6. С. 49—56.

*Цаценкин И. А.* Экологические шкалы для растений пастбищ и сенокосов горных и равнинных районов Средней Азии, Алтая и Урала. Душанбе, 1967. 225 с.

*Цаценкин И. А.* Экологическая оценка кормовых угодий Карпат и Балкан по растительному покрову. М., 1970. 250 с.

*Цаценкин И. А., Савченко И. В., Дмитриева С. И.* Методические указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову. М., 1978. 301 с.

*Цыганов Д. Н.* Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М., 1983. 197 с.

*Ambros Z.* Bioindikace abiotickcho prostredi lesnich ekosystemu // Acta Univ. Agricult. (Brno). 1985. Ser. C. T. 54. N 3—4. S. 367—392.

*Ellenberg H.* Unkrautgemeinschaften als Zeiger fur Klima and Boden. Landwirtsch. Pflanzensoziol. 1. Stuttgart; Ulmer, 1950. 141 S.

*Ellenberg H.* Aufgaben und Methoden der vegetationskunde // Einfuhrung in die Phytologie. Stuttgart, 1956. Bd 4. H. 1. S. 3—136.

*Ellenberg H.* Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas // Scripta geobot. 1979. Bd 9. S. 1—122.

*Olsen C.* Studies on the hidrogen ion concentration of the soil and its significance to the vegetation, especially. Labor. Carlsberg, 1923. N 15.

## SUMMARY

Environmental conditions have been estimated by forest vegetation indication in Muravijev-Amursky Peninsula using the method of Ramensky ecological scales and some of the methods of Braun-Blanquet ecological-floristical classification. Using an original computer program we created local ecologocal tables for 279 species of vascular plants basing on the humidity gradient, active soil richness and temperature gradient of the environment. These ecological scales allowed us to receive much more objective estimation for 103 plant communities described. The selected geobotanical descriptions have been grouped into 11 forest types and four ecological complexes.

---

УДК 581.6 + 633.2/9(571.17) Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 7

**© А. В. Каракулов,[1] Т. Г. Ламанова[2]**

# СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ЕСТЕСТВЕННЫХ РЕГЕНЕРАЦИОННЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ НА СПЛАНИРОВАННЫХ ОТВАЛАХ КУЗНЕЦКОЙ КОТЛОВИНЫ (ЮГ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ)

A. W. KARAKULOV, T. G. LAMANOVA. STRUCTURAL-DYNAMIC ORGANIZATION OF NATURAL REGENERATING PHYTOCOENOSES ON THE PLANNED STRIP-MINED LANDS CONSISTING OF PERMIAN SEDIMENTS OF THE KUZNETSK BASIN (THE SOUTH OF WESTERN SIBERIA)

[1] Новосибирский государственный университет
Новосибирск, ул. Пирогова, 2, тел. (3832) 39-72-08
[2] Центральный сибирский ботанический сад
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, тел. (3832) 32-20-47

Поступила 07.06.1999
Окончательный вариант получен 13.04.2000

Исследованы процессы формирования регенерационных фитоценозов на ранних стадиях естественного зарастания спланированных отвалов лесостепной зоны Кузнецкой котловины. На отвалах, состоящих из пермских отложений, начальная стадия, стадия пионерной группировки занимают значительно более длительный период, чем это отмечалось ранее. Предложен список видов местной флоры, пригодных для фитомелиорации.

Ключевые слова: регенерационный фитоценоз, естественное зарастание, пионерная группировка, рекультивация.

Добыча полезных ископаемых открытым способом сопровождается образованием гигантских отвалов, под которыми исчезают природные ландшафты и продуктивные сельхозугодья. Кемеровская обл. — один из наиболее густонаселенных районов Сибири, поэтому рекультивационные работы здесь особенно важны. Такие работы ведутся в последнее время почти во всех природных зонах Кузбасса (Баранник, 1974; Логуа и др., 1984; Ламанова, 1997а, б, 1999). Целью данной работы является изучение процессов формирования регенерационных фитоценозов и их структуры при естественном зарастании спланированных отвалов, выявление видов растений местной флоры, пригодных для фитомелиорации и обоснование ее необходимости.

## Материал и методика

Работы проводили близ г. Новокузнецка на спланированных вскрышных породных отвалах Листвянского угольного разреза, которые состоят из пермских отложений и до планировки бульдозерами представляли собой бесформенное нагромождение породы, лишенное растительного покрова. Планировка поверхности отвалов, сложенных пермскими отложениями, впервые в Кузбассе проводилась на производственных площадях в 1990 г. Большая часть спланированных отвалов была засеяна монокультурами и травосмесями. Структурные особенности сообществ при естественном зарастании изучались на оставшейся небольшой части отвалов.

Территория относится к центральному подрайону Томь-Кондомского предгорного переходного района (Куминова, 1950), охватывает самую южную часть Кузнецкой котловины и близка к комплексу природных условий лесостепи.

В 1991—1993, 1996, 1997 гг. на одних и тех же отвалах закладывали не менее чем по 10 площадок размером 1 м$^2$ в местах с наиболее типичным растительным покровом (Василевич, 1969). На площадках определяли видовой состав, обилие, общее и частное проективное покрытие, возрастную структуру ценопопуляций и количество генеративных побегов у многолетников и двулетников (Корчагин, 1964; Понятовская, 1964).

Характеристика жизненных форм дана согласно работе И. Г. Серебрякова (1964), принадлежность к сорной растительности по работе В. В. Никитина (1983).

Для определения продуктивности и состава хозяйственно-ботанических групп брали повидовые укосы, для выявления вертикального распределения фитомассы срезали травостой под корень и затем разрезали его по слоям: 0—7 см (высота скашивания), 7—10, 10—20 см и т. д. (Павлова, 1980). Коэффициенты общности видового состава (качественные показатели) вычисляли по формуле Съеренсена, обилие и проективное покрытие (количественные показатели) (Песенко, 1982) — по формуле Съеренсена—Чекановского.

Для определения гранулометрического и химического состава грунтов брали пробы по слоям: 0—10, 10—20, 20—30 см, анализ их сделан в химической лаборатории института «Запсибгипроводхоз».

Для определения запаса корневых систем в 1992 и 1996 гг. брали пробы с площади 1 дм$^2$ по слоям: 0—10, 10—20 и 20—30 см. Взять пробы глубже не представлялось возможным.

## Результаты и их обсуждение

Почвогрунты представлены пермскими отложениями кольчугинской и балахонской серий — аргиллитами, алевролитами и песчаниками (Васильев и др., 1969). Их гранулометрический состав характеризуется довольно большим процентом крупнообломочной фракции, около 40 % в верхнем 10-сантиметровом слое, 50 % в слое 20—30 см. Доля глинистой фракции, на третий год жизни сообщества, в верхнем горизонте около 18 %, с глубиной снижается до 13. Песчаная фракция, имеющая в верхнем горизонте 43 %, снижается к нижнему горизонту до 36 %. По физическим свойствам эти породы относятся к малопригодным для биологической рекультивации земель (ГОСТ 17.5.1.03—86).

Химический состав почвогрунтов имеет pH близкую к нейтральной, наиболее благоприятную для большинства видов растений. В 100 г грунта содержится: анионов $HCO_3^-$, $Cl^-$ и $SO_4^{-2}$ в сумме от 0.44 до 0.71 мг-экв, катионов $Ca^{2+}$ и $Mg^{2+}$ в сумме от 0.20 до 0.25 мг-экв, $Na^+$ — от 0.24 до 0.51 мг-экв. В 1-й год жизни сообщества содержание гумуса было равно нулю. На 2-й год алевролиты и аргиллиты частично разрушились под влиянием внешней среды, появился мелкозем, который содержал большое количество угольной пыли и крошки.

По субстантивно-генетической классификации почв техногенных ландшафтов (Курачев и др., 1994), исследованные почвогрунты следует отнести к эмбриоземам

### Структура таксономического разнообразия флоры на отвалах разреза «Листвянский»

| Годы / Семейства | 1991 | 1992 | 1993 | 1996 | 1997 |
|---|---|---|---|---|---|
| | Число видов | | | | |
| *Asteraceae* | 7 | 11 | 8 | 12 | 12 |
| *Chenopodiaceae* | 3 | 1 | 2 | 1 | 2 |
| *Brassicaceae* | 2 | 3 | | 2 | 1 |
| *Apiaceae* | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 |
| *Fabaceae* | 1 | 2 | 3 | 3 | 5 |
| *Scrophulariaceae* | 1 | 3 | 2 | | 2 |
| *Lamiaceae* | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| *Rosaceae* | 1 | | 1 | 1 | 3 |
| *Caryophyllaceae* | | 1 | 1 | 3 | 2 |
| *Polygonaceae* | | 1 | 1 | | 2 |
| *Onagraceae* | | 1 | | | |
| *Poaceae* | | 1 | 1 | 8 | 5 |
| *Convolvulaceae* | | | | 1 | 1 |
| *Rubiaceae* | | | | 1 | |
| *Violaceae* | | | | 1 | |
| *Primulaceae* | | | | 1 | |
| *Boraginaceae* | | | | | 1 |
| *Hypericaceae* | | | | | 1 |
| Всего | 18 | 27 | 21 | 36 | 39 |

инициальным. Профиль почвы не развит. Породы практически не преобразованы почвообразованием. Генетические горизонты отсутствуют. Основу растительности составляют широко распространенные виды сорных и рудеральных растений-анемохоров, большей частью олиготрофов или эвритрофов. Растительные группировки не сомкнуты, общее проективное покрытие не превышает 20 %.

За период наблюдения выявлено 69 видов растений, относящихся к 18 семействам. Таксономическое разнообразие сообщества с годами повышается (см. таблицу, рис. 1). Лидирующими по числу видов за годы наблюдений были сем. *Asteraceae*, *Poaceae* и *Fabaceae*, однако в первые годы естественного зарастания заметную роль играли представители сем. *Chenopodiaceae*, *Brassicaceae* и *Apiaceae* (Каракулов, 1995), а в последние годы наблюдений — *Caryophyllaceae*, *Polygonaceae* и *Rosaceae*. Наиболее многочисленными видами в 1991 г. были: *Salsola collina*,[1] *Melilotus officinalis*, *Sonchus arvensis*; в 1992 г. — *Artemisia sieversiana*, *Salsola collina*, *Artemisia vulgaris*; в 1993 г. — *Salsola collina*, *Artemisia sieversiana*, *Polygonum aviculare*; в 1996 г. — *Artemisia sieversiana*, *Dracocephalum nutans*, *Erigeron canadensis*; в 1997 г. — *Taraxacum officinale*, *Melilotus officinalis*. В качестве пионерной растительной группировки на отвалах из пермских отложений выявлена соляпковая ассоциация, состоящая практически из 1 вида — *Salsola collina* (Каракулов, 1997).

Динамика распределения жизненных форм следующая. Доля однолетних трав постепенно сокращается с 37 % в 1991 г. до 25 в 1997 г., опускаясь в 1996 г. до 16 %, доля многолетних трав постепенно увеличивается с 47 % до 62.5, поднимаясь до 68 % в том же 1996 г. Двулетние травы в спектре жизненных форм остаются примерно на одном уровне — 12—16 % и лишь в 1993 г. их доля возрастает до 24 %.

Сходство или общность видового состава, обилия и проективного покрытия определялись для каждого года в сравнении с материалами 1991 г. (второго года жизни фитоценоза), поскольку зональные сообщества, с которыми следовало бы проводить

---

[1] Названия приведены по сводке С. К. Черепанова, 1995.

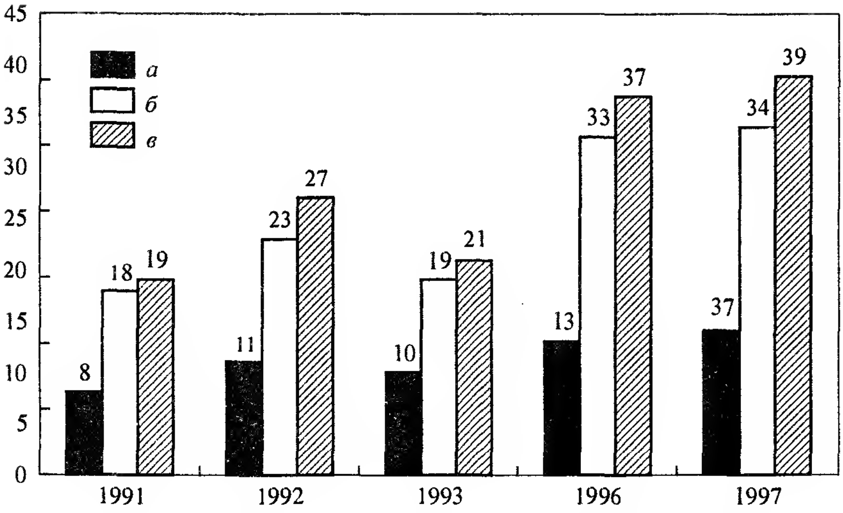


Рис. 1. Таксономическое разнообразие видового состава при естественном зарастании отвалов.

*а* — семейства, *б* — роды, *в* — виды. По оси ординат — число семейств, родов и видов; по оси абсцисс — годы. Числами показано конкретное количество.

сравнение полностью исчезли. Коэффициенты общности видового состав по годам меняются незначительно, колеблясь около 50 %, что свидетельствует о большой доле видов, закрепившихся в данном фитоценозе уже на ранних стадиях сукцессии. Напротив, коэффициенты по обилию и проективному покрытию обнаруживают тенденцию к уменьшению. По проективному покрытию коэффициент общности падает с 58.3 % в 1992 г. до 19.3 в 1997 г., давая всплеск в 1996 г. до 31.1 %, а по обилию — с 7.98 до 2.9 %, незначительно поднимаясь в 1993 и 1996 гг. до 9.4 и 9 % соответственно.

Такие важные показатели, как видовая насыщенность и суммарная плотность растений на 1 м$^2$ последовательно год от года возрастают. Видовая насыщенность увеличивается с 4.8 до 18 видов на 1 м$^2$ к 1997 г. Суммарная плотность экземпляров растений на 1 м$^2$ — с 14 до 347. В качестве счетных единиц в последнем случае выступали генеты и раметы (Злобин, 1984). Таким образом, увеличивается и биоразнообразие.

Распределение надземной фитомассы по вертикальному профилю носит растянутый характер (рис. 2). Распределение в форме пирамиды, характерное для суходольных лугов (Павлова, 1980; Ламанова, 1997а), нарушается в те годы, когда доля разнотравья в спектре продуктивности заметно превышает 50 % (рис. 3). Напротив, в те годы (1991, 1995, 1997), когда суммарная доля злаков и бобовых была велика, мы наблюдаем пирамидальное распределение.

Форма распределения растений по площади фитоценоза определялась по отношению среднего квадратичного отклонения к средней арифметической (Whittaker, 1975). В тех случаях, когда это отношение было равно 1 ± 2$S$, где $S = \sqrt{2N/(N-1)^2}$, $N$ — число площадок (Василевич, 1969), мы имели дело со случайным распределением Пуассона; если отношение было выше 1 ± 2$S$ — с контагиозным или групповым, если ниже 1 ± 2$S$ — с равномерно-равновероятным. Распределение растений по площади фитоценоза направленно меняется от преобладания случайного в 1991 г. — 63 %, до преобладания контагиозного или группового, наиболее обычного в природе, в 1997 г. — 71 %. Равномерно-равновероятного типа распределения не было отмечено ни у одного вида.

Важной характеристикой фитоценоза является надземная фитомасса. Она возрастает, но неравномерно, резко повышаясь в особенно благоприятные годы (1993, 1994, 1995) (рис. 4). Хотя вес надземной фитомассы возрос в несколько раз по сравнению с первым годом наблюдений, тем не менее он остался очень низким (10—12 ц/га в сухом виде), в то время как на зональных суходольных лугах достигал 25—30 ц/га (Куминова,

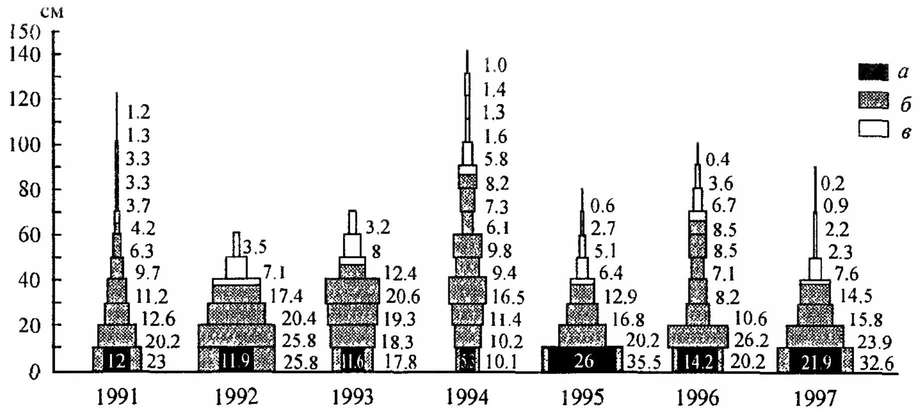


Рис. 2. Распределение надземной фитомассы по вертикальному профилю при естественном зарастании отвалов.

*а* — вес надземной фитомассы до высоты скашивания (0—7 см), %; *б* — основная часть фитомассы (85 %); *в* — остальная часть фитомассы, %. По оси ординат — высота травостоя, см; по оси абсцисс — годы. Арабскими цифрами (справа) показан % фитомассы в каждом слое, цифра на черном фоне — % фитомассы в слое 0—7 см (высота скашивания).

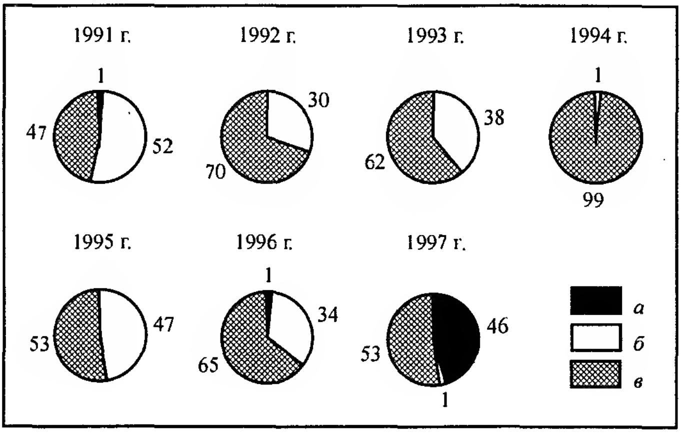


Рис. 3. Состав хозяйственно-ботанических групп при естественном зарастании отвалов, %.

*а* — злаки, *б* — бобовые, *в* — разнотравье.

1950). Наибольший вклад в этот показатель по годам вносили следующие виды: в 1991 г. — *Melilotus officinalis* (46.6 %), *Lactuca serriola* (25.1 %), *Tussilago farfara* (13.2 %); в 1992 г. — *Cirsium arvense* (37.5 %), *Melilotus officinalis* (30.4 %); в 1993 г. — *Artemisia sieversiana* (44.1 %), *Melilotus officinalis* (37.9 %); в 1994 г. — *Cirsium arvense* (53.5 %), *Artemisia sieversiana* (17.7 %), *Pastinaca silvestris* (12.8 %); в 1995 г. — *Melilotus officinalis* (47.4 %), *Chamaenerion angustifolium* (17.4 %), *Artemisia vulgaris* (15.5 %); в 1996 г. — *Melilotus officinalis* (32.6 %), *Lactuca serriola* (29 %); в 1997 г. — *Phleum pratense* (44.7 %), *Artemisia sieversiana* (20 %), *Taraxacum officinale* (9.6 %).

В то же время продуктивность надземной фитомассы злаковой травосмеси, сформированной на отвалах, образованных пермскими отложениями в лесостепной зоне Кузнецкой котловины, не уступала продуктивности ранее существовавших здесь суходольных лугов (Ламанова, 1999).

Запасы подземной фитомассы в слоях: 0—10, 10—20 и 20—30 см, определялись в 1992 и 1996 гг. За это время ее сухой вес увеличился с 37.3 до 123 ц/га. Таким образом, основное увеличение фитомассы регенерационного ценоза в первые годы его существования происходит главным образом в подземной сфере.

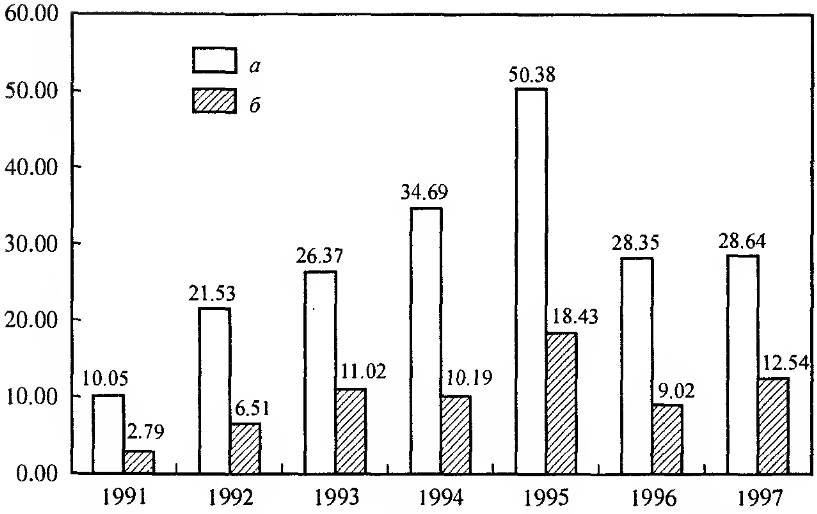


Рис. 4. Динамика продуктивности регенерационного фитоценоза на отвалах.

По оси ординат — масса, ц/га (*а* — сырая, *б* — сухая); по оси абсцисс — годы. Числами показаны конкретные значения.

Возрастную структуру и количество генеративных побегов определяли только для многолетних и двулетних видов. Определяя возрастную структуру, выделяли три группы: молодые растения, куда включены проростки, ювенильные и имматурные растения; вегетативные растения; генеративные растения. В 1991 г. молодых растений отмечено не было, а плотность вегетативных (3.4 экз./м$^2$) и генеративных (3.1 экз./м$^2$) была наиболее низкой. Плотность молодых растений в 1992 г. составляла 1756 экз./м$^2$, в 1993 г. — 4.1 экз./м$^2$. В 1996 г. показатель по этой группе вновь резко поднялся до 1086 экз./м$^2$, опять опустившись в следующем году до 654 экз./м$^2$. Резкие изменения плотности молодых растений вызваны большим процентом их гибели. Плотность вегетативных растений увеличивается последовательно из года в год, достигая в 1997 г. величины 115.4 экз./м$^2$. Этот показатель применительно к генеративным растениям также возрастает, но неравномерно, давая максимум в 1993 г. — 35.9 экз./м$^2$, а в 1996 и 1997 гг. — 18.9 и 18.4 экз./м$^2$ соответственно.

Число генеративных побегов на 1 м$^2$ увеличивается с 3.6 экз./м$^2$ в 1991 г. до 92.2 — в 1997 г. Возрастает их число, приходящееся на одно генеративное растение (с 1.16 до 5.01 экз./м$^2$). В 1993 г. этот показатель снижается до 1.04 экз./м$^2$, несмотря на самую высокую в этот год плотность генеративных растений.

Таким образом, почвенно-экологические условия на отвалах, сложенных пермскими отложениями, из-за большого количества крупнообломочной фракции, низкой степени преобразования пород и неразвитости профиля почвы относятся к малопригодным для биологической рекультивации (ГОСТ 17.5.1.03—86). Таксономическое разнообразие постепенно возрастает с 8 семейств, 18 родов и 19 видов в 1991 г., до 14 семейств, 34 родов и 39 видов в 1997 г. Лидирующими по числу видов семействами являются *Asteraceae*, *Fabaceae* и *Poaceae*. В спектре жизненных форм доля многолетников возрастает с 47 % в 1991 г. до 62.5 в 1997 г., а доля однолетников сокращается с 37 до 25 % соответственно. Доля двулетних растений за тот же период незначительно возросла с 12 до 16 %. Коэффициенты общности видового состава меняются незначительно, что свидетельствует о большой доле видов, закрепившихся в данном фитоценозе уже на ранних стадиях сукцессии, однако их обилие и проективное покрытие меняются, о чем говорит снижение коэффициентов общности по этим показателям. Видовая насыщенность и суммарная плотность растений на 1 м$^2$ возрастают. Распределение надземной фитомассы по вертикальному профилю носит растянутый характер, а правильная пирамидальная форма распределения нарушается, когда доля разнотравья в спектре хозяйственно-ботанических групп превышает 50 %.

Распределение растений по площади фитоценоза меняется от преобладания случайного (63 % в 1991 г.) до преобладания контагиозного или группового (71 % в 1997 г.). Продуктивность надземной фитомассы возрастает, однако значительно меньше таковой зональных сообществ. Запасы подземной фитомассы увеличились с 1992 по 1996 г. с 37.3 до 123 ц/га. Возрастная структура характеризуется последовательным увеличением плотности вегетативных и генеративных растений. Плотность молодых растений (проростков, ювенильных и имматурных) изменялась скачкообразно, что связано с большим процентом их гибели. Плотность генеративных побегов на 1 $м^2$ и количество их у одного растения возрастают. Для отвалов, состоящих из пермских отложений, рекомендуется фитомелиорация, ввиду низкой продуктивности естественных регенерационных фитоценозов и медленно текущей сукцессии. Для рекультивационных работ предлагаются следующие виды растений местной флоры: *Melilotus officinalis*, *Trifolium pratense*, *Medicago falcata*, *Bromopsis inermis*, *Dactylis glomerata*, *Phleum pratense*.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Василевич В. И.* Статистические методы в геоботанике. Л., 1969. 231 с.

*Васильев Н. Я., Петроченко В. П., Симуни Х. М., Терещенко М. Н.* Бунгуро-Чумышский район // Геология месторождений угля и горючих сланцев. М., 1969. Т. 7. С. 529—544.

*ГОСТ* 17.5.1.03—86. Охрана природы, земли. Классификация вскрышных и вмещающих пород для биологической рекультивации земель. М., 1986. 9 с.

*Злобин Ю. А.* Ценопопуляционный анализ в фитоценологии, Владивосток, 1984. 59 с.

*Каракулов А. В.* Структура и динамика флористического состава растительности при естественном зарастании отвалов «Листвянского» угольного разреза концерна «Кузбассразрезуголь» // Проблемы ботаники в Сибири. Томск, 1995. 34 с.

*Каракулов А. В.* Солянковая ассоциация как пример пионерной стадии естественного зарастания отвалов // Проблемы сохранения биоразнообразия южной Сибири. Кемерово, 1997. С. 160—161.

*Корчагин А. А.* Видовой (флористический) состав сообществ и способы его изучения // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 39—131.

*Куминова А. В.* Растительность Кемеровской области. Новосибирск, 1950. 167 с.

*Курачев В. М., Кандрашин Е. Р., Рагим-заде Ф. К.* Сингенетичность растительности и почв техногенных ландшафтов: экологические аспекты, классификация // Сибирский экологический журнал. 1994. Т. 1. № 3. С. 205—213.

*Ламанова Т. Г.* Особенности вертикальной структуры агрофитоценозов на породных отвалах лесостепной зоны Кузбасса // Биологическая рекультивация нарушенных земель. Екатеринбург, 1997а. С. 143—150.

*Ламанова Т. Г.* Структурные особенности агрофитоценоза *Medicago sativa* L. на вскрышных отвалах в лесостепной зоне Кузбаса // Раст. рес. 1997б. Т. 33. Вып. 2. С. 1—13.

*Ламанова Т. Г.* Структурные особенности злаковых агрофитоценозов на вскрышных отвалах в лесостепной зоне Кузбасса // Раст. рес. 1999. Т. 34. Вып. 3. С. 1—20.

*Никитин В. В.* Сорные растения флоры СССР. Л., 1983. 453 с.

*Павлова Г. Г.* Суходольные луга юга средней Сибири. Новосибирск, 1980. 214 с.

*Песенко Ю. А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М., 1982. 285 с.

*Понятовская В. М.* Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 209—295.

*Серебряков И. Г.* Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 146—208.

*Черепанов С. К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. 1995. 992 с.

*Whittaker R. H.* Communities and ecosystems. 2nd ed. New York, 1975. 385 p.

## SUMMARY

The early succession stages of phytocoenoses regeneration have been studied on the planned stripmined lands consisting of Permian sediments. The structure of plant communities became more complex and their productivity increased. However they did not reach the zonal community level — dry meadows for seven years. The succession processes were considerably slower than in any earlier described unplanned stripmined lands. A list of local flora plant species suitable for recultivation is proposed.

# ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (470.21)

© А. А. Похилько,[1*] Н. В. Василевская,[2] М. Ю. Меньшакова,[3]
И. В. Рыжик[4]

## ДОПОЛНЕНИЕ К ФЛОРЕ ЛОВОЗЕРСКИХ ГОР (МУРМАНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

A. A. POKHILKO,[1*] N. V. VASSILEVSKAJA,[2] M. Yu. MENSHAKOVA,[3] I. V. RYZHIK.[4]

THE SUPPLEMENT TO THE FLORA OF LOVOZERSKIE MOUNTAINS (MURMANSK REGION)

[1*] Полярно-альпийский ботанический сад-институт
184230 Кировск, Мурманская обл.
Факс (81555) 764225, e-mail: flora@aprec.ru
[2, 3, 4] Мурманский государственный педагогический институт
183720 Мурманск, ул. Капитана Егорова, 16, e-mail: mspi@online.ru

Поступила 16.01.2001

Указываются новые местонахождения 2 редких видов сосудистых растений, занесенных в Красную книгу РСФСР, — *Beckwithia glacialis*, *Cotoneaster cinnabarinus*. Впервые для Ловозерских гор приводится *Gentianella lingulata*.

Ключевые слова: ареал, редкие виды, Мурманская обл.

В июле 2000 г. по проекту № 357 Федеральной целевой программы «Интеграция» «Популяционный мониторинг редких и исчезающих растений Ловозерских гор», который выполняется сотрудниками Полярно-альпийского ботанического сада КНЦ РАН и преподавателями и студентами Мурманского государственного педагогического института, была совершена экспедиционная поездка в Ловозерские горы.

Во время полевых работ в Ловозерском горном массиве впервые найден редкий вид *Beckwithia glacialis* (L.) A. et D. Löve — занесенный в Красную книгу РСФСР и Красную книгу Восточной Фенноскандии. На территории Мурманской обл. проходит восточная граница ареала этого вида. Нами он обнаружен в 2 местах — перевал Геологов (высота 1116 м над ур. м., высокогорная арктическая пустыня) и седловина между горами Ангуваңдасчорр и Сенгисчорр (высота 800 м над ур. м., каменистая россыпь). Эти местонахождения являются новыми для территории России: до настоящего времени считалось, что *Beckwithia glacialis* произрастает только в Хибинском горном массиве (Раменская, 1983; Раменская, Андреева, 1983; Андреева и др., 1984; Белкина и др., 1991). Гербарные образцы хранятся в гербариях Полярно-альпийского ботанического сада (Кировск), Мурманского государственного педагогического института (Мурманск) и Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург (LE).

Обнаружено новое местонахождение редкого вида Красной книги РСФСР и Красной книги Восточной Фенноскандии *Cotoneaster cinnabarinus* Juz. — южный склон горы Сенгисчорр (высота 500 м над ур. м., березовое криволесье травянистое). Гербарные образцы хранятся в гербариях Полярно-альпийского ботанического сада (Кировск) (LE).

Кроме того, впервые для Ловозерских гор приводится *Gentianella lingulata* (Agardh) Pritchard. Вид собран в 5 км к юго-востоку от пос. Ревда, в окр. Рудника Карнасурта, в березняке кустарничково-травянистом, на луговине. Гербарный образцы хранятся в гербарии Полярно-альпийского ботанического сада и Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, г. С.-Петербург (LE).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Андреева В. Н., Похилько А. А., Филиппова Л. Н., Царева В. Т.* Биологическая флора Мурманской области. Апатиты, 1984. 295 с.

*Белкина О. А., Константинова Н. А., Костина В. А.* Флора высших растений Ловозерских гор. Сосудистые и мохообразные. СПб., 1991. 204 с.

*Раменская М. Л.* Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 213 с.

*Раменская М. Л., Андреева В. Н.* Определитель Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 432 с.

## SUMMARY

New locations of the two rare vascular plant species from the Russian Federation Red Book (*Beckwithia glacialis* (L.) A. et D. Löve and *Cotoneaster cinnabarinus* Juz.) are recorded.

УДК 581.9 (470.3) Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 7

© **В. Г. Папченков, О. И. Козловская**

# ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ

V. G. PAPCHENKOV, O. I. KOZLOVSKAJA. THE FLORISTIC RECORDS IN VOLOGDA REGION

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок Ярославской обл.
e-mail: papch@mail.ru

Поступила 12.04.2000

Приводятся сведения о находках 23 видов и гибридов сосудистых растений, из которых 16 — ранее не были известны на территории Вологодской обл.

Ключевые слова: редкие растения, флористические находки, Вологодская обл.

Приводятся флористические находки, сделанные авторами 10—15 июля 1995 г. при изучении растительного покрова Шекснинского водохранилища, расположенного в западной части Вологодской обл. Новые для флоры области таксоны и гибриды отмечены звездочкой.

Гербарные образцы указанных гибридов и таксонов хранятся в гербарии Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН; дубликаты переданы в LE.

**Betula* × *aurata* Borkh. (*B. pendula* Roth × *B. pubescens* Ehrh.). Разлив по р. Ковже (Белозерской), сплавина. Гибрид отмечен в Подмосковье (Куваев и др., 1992).

*Calamagrostis meinshausenii* (Tzvel.) Viljasoo. Залив по р. Чуровке. Н. Н. Цвелёвым (1974) вид приводится для Двинско-Печорского флористического района, в пределах Вологодской обл. он был известен лишь с побережья Онежского озера (Орлова, 1993).

**Carex* × *abortiva* Holmb. (*C. brunescens* (Pers.) Sylvén. × *C. cinerea* Poll.). Затопленное оз. Окуневка, левый берег. Гибрид известен в соседней Ярославской обл. (Папченков и др., 1996).

* *C.* × *elytroides* Fries (*C. acuta* L. × *C. nigra* (L.) Reichard). Оз. Белое, вейниковая кочка на мелководье. Под бинарным названием гибрид приводится для Западной Европы (Dostál, 1982) и территории бывшего СССР (Кречетович, 1935), однако в последней обработке осок Т. В. Егоровой (1999) этот биноминал отсутствует.

* *C. aquatilis* Wahl. × *C. juncella* (E. Fries) T. Fries. Сизьменский разлив, южная часть, левый берег. В литературе сведений о подобном гибриде мы не нашли, но

известно о гибридизации первого вида с *C. nigra* (L.) Reichard (Егорова, 1999), подвидом которого нередко считают *C. juncella*.

*C.* ×*friesii* Blytt. (*C. rhynchophysa* C. A. Mey. × *C. rostrata* Stokes). Залив по р. Чуровке. Вторая находка редкого в области гибридного таксона (Папченков, Лисицына, 1992).

* *Centaurea* × *livonica* Weinm. (*C. jacea* L. × *C. phrygia* L.). Берег залива по р. Чуровке. Данный гибридный таксон, по мнению С. К. Черепанова (1994), встречается часто, но конкретные его местонахождения были недавно показаны лишь для Ярославской обл. (Папченков и др., 1996).

*Eleocharis quinqueflora* (F. X. Hartm.) O. Schwarz. Левый берег, в 3 км ниже пос. Иванов Бор, шлаковые отвалы. Новое местонахождение очень редкого в области вида (Орлова, 1993).

* *Epilobium pseudorubescens* A. Skvortsov × *E. tetragonum* L. Залив по р. Чуровке. Новый, неизвестный ранее гибрид.

* *E.* × *purpureum* Fries (*E. palustre* L. × *E. roseum* Schreb.). Сизьменский разлив, затопленное оз. Окуневка, 11 VII 1995.

* *Hippochaete* × *mackayi* (Newm.) Skoda et Holub (*H. hyemalis* (L.) Bruhin × *H. variegata* (Schleich. ex Web. et Mohr) Bruhin; *Equisetum* × *mackayi* (Newm.) Bruhin; *E.* × *trachyodon* A. Br.) (Цвелёв, 1999). Деревня Салово, шлаковые отвалы по берегу. Ближайшие местонахождения этого гибридогенного вида в Псковской и Ивановской областях (Бобров, 1974; Папченков, Лисицына, 1993).

*H. variegata* (Schleich. ex Web. et Mohr) Bruhin (*Equisetum variegatum* Schleich. ex Web. et Mohr) (Цвелёв, 1999). Совместно с предыдущим видом. В области известен по старым литературным данным (Орлова, 1993).

* *Juncus* × *raeperi* Aschers. et Graebn. (*J. alpino-articulatus* Chaix × *J. articulatus* L.). Левый берег, в 3 км ниже пос. Иванов Бор, шлаковые отвалы.

* *Lythrum tomentosum* DC. Залив по р. Чуровке и залив по правому берегу разлива р. Ковжи (Белозерской). Н. Н. Цвелёв (1996) приводит этот вид для южных районов Восточной Европы.

*Myriophyllum sibiricum* Kom. Залив по р. Чуровке. Редкий вид флоры области (Гриенталь, 1993).

* *Poa sibirica* Roshev. Деревня Салово, шлаковые отвалы по берегу. Согласно Н. Н. Цвелёву (1974), распространение вида на европейской территории России связано преимущественно с Уралом, бассейном р. Усы и востоком Двинско-Печорского флористического района. Но в последнее время он был также найден в Марий Эл, Чувашии и Ярославской обл. (Абрамов, Папченков, 1990; Папченков, Лисицына, 1992).

* *P. tanfiljewii* Roshev. Затопленное оз. Окуневка, топкий торфянистый берег. Известен в бассейнах рек Печеры, Мезени и Пинеги (Цвелёв, 1974).

* *Potamogeton* × *babingtonii* A. Benn. (*P. lucens* L. × *P. praelongus* Wulf.). Сизьменский разлив, затопленное оз. Окуневка. Известен в соседней Тверской обл. (Лисицына и др., 1993).

* *P.* × *cognatus* Aschers. et Graebn. (*P. perfoliatus* L. × *P. praelongus* Wulf.). Сизьменский разлив, затопленное оз. Окуневка; мелководье в устье р. Ковжа и у западного берега; оз. Белое в районе истока р. Шексны. Ранее этот гибридогенный вид был отмечен для ряда малых рек Ярославской обл. (Папченков и др., 1996).

*P. henningii* A. Benn. Залив по р. Чуровке. Отмечен для Ярославской обл. (Папченков и др., 1996).

*P. obtusifolius* Mert. et Koch. Сизьменский разлив, мелководье у западного берега. В области вид был известен по одной находке на р. Зване (Орлова, 1993).

* *Puccinellia hauptiana* V. Krecz. Залив по р. Чуровке; д. Салово, шлаковые отвалы по берегу. По Н. Н. Цвелёву (1974), в Двинско-Печорском флористическом районе, к которому относится данная территория, вид был известен лишь на востоке.

* *Rumex* × *heterophyllus* C. F. Schultz (*R. aquaticus* L. × *R. hydrolapathum* Huds.). Ковжинский разлив, сплавина. Известен в Мещере (Определитель..., 1986), на Средней Волге (Папченков, Шпак, 1992).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Абрамов Н. В., Папченков В. Г.* Новые и редкие виды растений для флоры Среднего Поволжья и Марийской АССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 2. С. 270—271.

*Бобров А. Е.* Сем. *Equisetaceae* L. C. Ricard ex DC. — Хвощевые // Флора европ. части СССР. Л., 1974. Т. 1. С. 62—67.

*Егорова Т. В.* Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1999. 772 с.

*Гриенталь А. Р.* Заметка о видах *Myriophyllum spicatum* L. и *M. sibiricum* Kom. (*Haloragaceae*) // Нов. сист. высш. раст. 1993. Т. 29. С. 107—109.

*Кречетович В. И.* Род Осока — *Carex* L. // Флора СССР. Л., 1935. Т. 3. С. 111—464.

*Куваев В. Б., Шелгунова М. Л., Константинов Л. К.* Флора окрестностей Знаменского. Опыт долговременного мониторинга и сохранения урбанизированной флоры Подмосковья. М., 1992. 358 с.

*Лисицына Л. И., Папченков В. Г., Артеменко В. И.* Флора водоемов Волжского бассейна. Определитель цветковых растений. СПб., 1993. 219 с.

*Определитель* растений Мещеры. М., 1986. 240 с.

*Орлова Н. И.* Конспект флоры Вологодской области. СПб., 1993. 262 с.

*Папченков В. Г., Бобров А. А., Богачев В. В., Чемерис Е. В.* Флористические находки в Ярославской области // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 4. С. 109—118.

*Папченков В. Г., Лисицына Л. И.* О флористических находках в Верхнем Поволжье // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 94—98.

*Папченков В. Г., Лисицына Л. И.* Флористические находки в Верхнем Поволжье // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 7. С. 86—90.

*Папченков В. Г., Шпак Т. Л.* Флористические находки на островах и мелководьях Куйбышевского водохранилища // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 9. С. 84—94.

*Цвелёв Н. Н.* Сем. *Poaceae* Barnh. (*Gramineae* Juss. nom. altern.) — Злаки // Флора европ. части СССР. Л., 1974. Т. 1. С. 117—368.

*Цвелёв Н. Н.* Сем. *Lythraceae* St.-Hil. — Дербенниковые // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 290—297.

*Цвелёв Н. Н.* Об объеме и номенклатуре некоторых родов сосудистых растений Европейской России // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. С. 109—118.

*Черепанов С. К.* Род Василек — *Centaurea* L. // Флора европ. части СССР. СПб., 1994. Т. 7. С. 260—288.

*Dostál J.* Sezman cévnatých rostlin květeny československé. Praha, 1982. 408 S.

## SUMMARY

23 species and hybrids of vascular plants are recorded. Of them 16 taxa were unknown in Vologda Region. These are *Betula* × *aurata* Borkh., *Carex* × *abortiva* Holmb., *C.* × *elytroides* Fries, *C. aquatilis* Wahl. × *C. juncella* (E. Fries) T. Fries, *Centaurea* × *livonica* Weinm., *Epilobium pseudorubescens* A. Skvortsov × *E. tetragonum* L., *E.* × *purpureum* Fries, *Hippochaete* × *mackayi* (Newm.) Skoda et Holub, *Juncus* × *raeperi* Aschers. et Graebn., *Lythrum tomentosum* DC., *Poa sibirica* Roshev., *P. tanfiljewii* Roshev., *Potamogeton* × *babingtonii* A. Benn., *P.* × *cognatus* Aschers. et Graebn., *Puccinellia hauptiana* V. Krecz., *Rumex* × *heterophyllus* C. F. Schultz.

УДК 581.9 (571.65): 582.394 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 7

© В. А. Глазунов, Э. И. Валеева

# НОВЫЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ *DRYOPTERIS FILIX-MAS* (*DRYOPTERIDACEAE*) В ТЮМЕНСКОЙ ОБЛАСТИ

V. A. GLAZUNOV, E. I. VALEEVA. NEW LOCATION OF *DRYOPTERIS FILIX-MAS* (*DRYOPTERIDACEAE*) IN THE TYUMEN REGION

Институт проблем освоения Севера СО РАН
Тюмень

Поступила 08.04.1999

Приведены сведения о новых находках *Dryopteris filix-mas* в Тюменской обл.

Ключевые слова: флористические находки, *Dryopteris filix-mas*, Тюменская обл.

*Dryopteris filix-mas* (L.) Schott. (щитовник мужской) — лесной неморально-бореальный вид, распространенный достаточно широко, но прерывисто в Евразии, Северной и Южной Америке, Северной Африке. В Сибири является реликтом третичного периода. Как редкий вид, представляющий научный интерес, включен в сводку «Редкие и исчезающие растения Сибири» (1980). Встречается на юго-востоке Западной Сибири, местами на юге Восточной Сибири. В сводках «Флора Западной Сибири» (Крылов, 1927) и «Флора Сибири» (1988) для современной территории Тюменской обл. не указывается. Ближайшие местонахождения известны в Курганской (Боровлянский лесной массив) и Новосибирской (окр. Новосибирска, Салаирский кряж) областях.

В результате флористических исследований последних лет (Хозяинова, 1995; Валеева и др., 1997; Хозяинова, 1998) стали известны следующие местонахождения *D. filix-mas* в южной части Тюменской обл. (подзональная полоса мелколиственных лесов): 1) Ярковский р-н, у д. Казбаево, еловый лес, 23 VII 1992, Т. Елизарова; 2) Нижне-Тавдинский р-н, д. Новоуфимка, березово-еловый лес, 30 VII 1995, И. Чешуина, Н. Хозяинова; 3) Тюменский р-н, д. Черная речка, сосново-березовый лес, 21 VI 1994, Э. Валеева, А. Рахматулина, Н. Хозяинова; 4) Тюменский р-н, берег р. Кармак у впадения в Пышму, елово-сосновый лес, 30 V 1996, А. Рахматулина, И. Чешуина, Н. Хозяинова. Отмечено, что щитовник встречается в основном единично или образует малочисленные популяции (не более 7 растений).

При флористическом обследовании Упоровского р-на (лесостепная зона) сотрудниками Института проблем освоения Севера (ИПОС) СО РАН В. Глазуновым, В. Никольской, И. Чешуиной в июне 1997 г. единственный экземпляр *D. filix-mas* обнаружен в 2 км северо-восточнее д. Емуртла в составе растительности соснового леса с доминированием *Equisetum hyemale* L., *Pyrola rotundifolia* L., *Orthilia secunda* (L.) House, *Lycopodium clavatum* L.

В августе 1995 г. авторами был обнаружен экземпляр щитовника мужского на правом берегу р. Большая Обь выше пос. Тугияны (755 км от устья) в Белоярском р-не Ханты-Мансийского автономного округа (подзона северной тайги), в более чем 600-километровом отрыве севернее основных местонахождений на юге Западной Сибири и в 300 км восточнее местонахождений на Северном Урале. В июне 1996 г. там же обнаружены еще 2, а в июне 1998 г. — 1 экземпляр щитовника. Все экземпляры спороносящие, молодых вегетативных растений не отмечено. Данное местонахождение папоротника является самым северным на территории Сибири.

Фитоценоз, где обнаружен щитовник мужской, представляет собой темнохвойный кустарничково-зеленомошный лес, основной состав древостоя в котором примерно в равной степени образован *Picea obovata* Ledeb. и *Pinus sibirica* Du Tour с небольшой примесью *Abies sibirica* Ledeb. (не более 5—10 %). Подлесок представлен *Lonicera pallasii* Ledeb., *Rosa acicularis* Lindl. В кустарничковом ярусе преобладают *Vaccinium vitis-idaea* L., *Linnaea borealis* L., *Orthilia secunda*, встречается *Ledum palustre* L.

В травяном покрове доминируют *Oxalis acetosella* L., *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm., изредка встречаются *Rubus chamaemorus* L., *Equisetum sylvaticum* L., *Trientalis europaea* L., *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs.

Образцы находок хранятся в гербарии Лаборатории ландшафтных и фитоценотических исследований ИПОС, некоторые дублеты переданы в LE.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Валеева Э. И., Глазунов В. А., Хозяинова Н. В., Чешуина И. А.* Флористические находки в Тюменском районе // Ежегодник Тюменского областного краеведческого музея — 1994. Тюмень, 1997. С. 163—168.

*Крылов П. Н.* Флора Западной Сибири. Томск, 1927. Вып. 1. 267 с.

*Редкие* и исчезающие растения Сибири. Новосибирск, 1980. 200 с.

*Флора* Сибири. *Lycopodiaceae — Hydrocharitaceae*. Новосибирск, 1988. 200 с.

*Хозяинова Н. В.* Папоротники юга Тюменской области // Словцовские чтения—95. Тез. докл. и сообщ. рег. научно-практич. конф. Тюмень, 1995. С. 204—207.

*Хозяинова Н. В.* Папоротники южной части лесной зоны Тюменской области // Ежегодник Тюменского обл. краеведческого музея — 1995. Тюмень, 1998. С. 140—148.

## SUMMARY

A new location of *Dryopteris filix-mas* in the Tyumen Region is recorded.

---

УДК 582.734 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 7

© **Л. С. Красовская,[1] А. А. Кагало,[2] И. Ю. Губарева[3]**

# *RUBUS BERTRAMII* (*ROSACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ УКРАИНЫ

L. S. KRASSOVSKAJA, A. A. KAGALO, I. YU. GUBAREVA. *RUBUS BERTRAMII* (*ROSACEAE*) — A NEW SPECIES FOR UCRAINIAN FLORA

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
[2] Институт экологии Карпат НАН Украины
[3] Калининградский государственный университет

Поступила 21.09.2000

Описана первая находка *Rubus bertramii* на Украине.

Ключевые слова: *Rubus bertramii*, новая находка, Украина.

При обработке гербарных материалов по роду *Rubus* L. в гербариях Львова наше внимание привлек весьма отличный от ранее известных на этой территории вид, произрастающий в Золочевском р-не Львовской обл. При содействии А. А. Кагало удалось посетить данное местонахождение и собрать образцы вида. После просмотра гербария Музея естественной истории Стокгольма (S) этот вид был определен как *Rubus bertramii* G. Braun. В Западной Украине он имеет восточную границу ареала, которая совпадает с восточной границей распространения центральноевропейских видов рубусов (Заверуха и др., 1986), флористически связанных с буковыми лесами (*Fagus sylvatica* L.) и их анклавами.

Ввиду отсутствия морфологического описания этого вида в нашей литературе приводим его далее.

*Rubus bertramii* G. Braun, 1877 (März), Herb. Rub. Germ. Übersicht N 21; H. E. Weber, 1995, in Hegi, Ill. Fl. Mitt.-Eur., ed. 3, 4, 2A : 360. G. Braun ex Focke, 1877 (Juli)

Syn. Rub. Germ. : 117; Hesl.-Harr. 1968, Fl. Europ. 2 : 11. — *R. biformis* Boulay, 1897, in Boulay et de Lesd. 1897, Rub. praesertim. Galliae exs. N 102.

Описан из Германии. Лектотип: «Am Querumer Holze bei Braunschweig. 27 06 1876, Braun, G. Braun, Herb. Rub. Germ. 21» (MANCH, изолектотипы — BREM, K, LD — Weber, 1979).

Кустарник 1.30—1.50 м выс. Турионы высоко дуговидные, ребристые до слабо ребристых, с сидячими железками без простых волосков, с довольно крепкими, конусовидными по всей поверхности, горизонтально отклоненными шипами 4(5)—6 мм дл. с расширенными (3—4 мм) основаниями в количестве 5—8 штук на 5 см побега. Прилистники узколанцетные. Листья 5(7)-листочковые, сверху зеленые с редкими прижатыми волосками, снизу слабо волосистые от коротких рассеянных оттопыренных волосков по основным жилкам и по анастомозам. Конечный листочек широкояйцевидный до округлого, с сердцевидным основанием, длинно заостренный с оттянутой верхушкой 15—20 мм дл., от средне- до длинночерешочкового (черешок составляет 33—35 % длины пластинки). Черешок с мелкими шипами в количестве 5—6 или без них. Нижние боковые листочки на черешочках 2—4 мм дл. Соцветие кистевидное или метелковидное, слабо волосистое, не железистое. Цветоносы одноцветковые, слабо шиповатые. Лепестки обратнояйцевидные, белые. Тычиночные нити длиннее плодолистиков. Цветоложе голое или с единичными волосками.

От *R. plicatus* Weihe et Nees отличается длинночерешочковым конечным листочком, более длинными чашелистиками, тычиночными нитями, превышающими плодолистики, голым до слабо волосистого цветоложем, рассеянно волосистыми снизу (в основном по жилкам) листьями. От *R. sulcatus* Vest отличается турионами с плоскими гранями, шипами с конусовидными основаниями, округлыми плодами, при плодах отстоящими чашелистиками; от *R. opacus* Focke — более длинным черешком конечного листочка, рассеянно волосистыми снизу листьями, шипами в соцветии слабо искривленными, более длинными тычиночными нитями, почти постоянно голым цветоложем; от *R. nessensis* W. Hall — более крупными, 4—6 мм дл., шипами с конусовидно расширенными основаниями 3—4 мм, оттопыренными волосками в опушении нижней стороны листа.

Вновь обнаруженный таксон дополнил список неморальных видов: *R. nessensis* subsp. *nessensis*, *R. plicatus*, *R. sulcatus* Vest, *R. divaricatus* P. J. Müll., *R. constrictus* Lef. et P. J. Müll. (Красовская, 2000) и *R. opacus* (Гончаренко, 1999) типовой серии *Rubus*, подсекции *Rubus*, секции Rubus, подрода *Rubus*, произрастающих на территории Украины. Виды этой серии можно отнести к настоящим широколиственнолесным видам (по терминологии Клеопова, 1990), не заходящим ни в Крым, ни на Кавказ, ни в Малую Азию и не имеющим в этих регионах викарных видов.

Мы используем термин ряд (series) не строго в понимании В. Л. Комарова (1934), который применял эту категорию для групп географически замещающих рас, а как низшую надвидовую категорию, объединяющую группу близкородственных видов с совокупностью общих признаков (прямостоячие или высоко дуговидные вегетативные стебли, зеленые пятилисточковые пальчатые листья, нитевидные или линейные прилистники, зеленые с белоопушенными краями чашелистики), ареалы которых частично или существенно налагаются друг на друга.

*R. bertramii* — широко распространенный субатлантический вид, который встречается в широколиственных, в частности буковых, лесах Европы от Англии до Словении и Скандинавии (Weber, 1995; Karlsson, 1997). Местонахождения вида на Украине (Львовская обл., Золочевский р-н, окр. с. Червоне, к востоку от горы Лысой, на вырубке в буковом лесу, 14.07.1996, И. Бузунова, Л. Красовская, А. Кагало (LE); Ровенская обл., Ровенское лесничество, широколиственный лес (граб + липа + лещина), 21.08.1997, И. Губарева (LE)) несколько изолированы от его сплошного ареала, который заходит на восток до Чехии (Weber, 1985).

Из вышеприведенных видов серии самое широкое распространение имеет *Rubus nessensis* subsp. *nessensis*, произрастающий в широколиственных и еловых лесах большей части Европы; на востоке Европейской России он отмечен в Татарстане

(Баранова и др., 2000) и в ольховниках левобережья Нижнего Днепра (Уманец, 1997). Все виды серии — тетраплоиды ($2n = 28$), которые образовались в Европе путем амфиплоидии в результате гибридизации предковых диплоидных форм (в плиоцене, а может быть и раньше), за исключением более позднего стабилизированного гибрида *R. constrictus* Lef. et P. J. Müll. ($2n = 21$), который является переходным к серии *Discolores* (P. J. Müll.) Focke.

## Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 99-04-49792).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Баранова О. Г., Рогова Т. В., Бакин О. В.* Флористические находки в Республике Татарстан, Россия // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 4. С. 148—152.

*Гончаренко В. І.* *Rubus opacus* Focke (*Rosaceae*) — новий вид для флори України // Наук. вісн. Ужгород. унів. Сер. біол. 1999. № 6. С. 12—14.

*Заверуха Б. В., Івченко І. С., Козьяков О. С.* и др. Види роду *Rubus* L. на заході УРСР: ботаніко-географічний аспект // Укр. бот. журн. 1986. Т. 43. № 63. С. 35—38.

*Клеопов Ю. Д.* Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев, 1990. 352 с.

*Комаров В. Л.* Предисловие // Флора СССР. М.; Л., 1934. Т. 1. С. 1—12.

*Красовская Л. С.* Система рода *Rubus* L. (*Rosaceae*) Восточной Европы // Нов. сист. высш. раст. 2000. Т. 32. С. 54—60.

*Уманец О. Ю.* Еколого-ценотична характеристика флори піщаних масивів Лівобережжя Нижнього Дніпра та її генезис // Автореф. ... канд. дис. Київ. 1997. 18 с.

*Karlsson T.* Förteckning över svenska kärlväxter // Svensk Botanisk Tidskrift. 1997. Vol. 91. H. 5. P. 241—560.

*Weber H. E.* Zur Taxonomie und Verbreitung einiger meist verkannter Rubus-Arten in Mitteleuropa // Abh. Naturwiss. Ver. Bremen. 1979. H. 39. S. 153—183.

*Weber H. E.* Rubi Westfalici. Die Brombeeren Westfales und des Raumes Osnabrück (*Rubus* L. Subgenus *Rubus*). Münster, 1985. 425 S.

*Weber H. E.* *Rubus* L. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Berlin, 1995. 3 Aufl. Bd 4. 2A. S. 284—595.

## SUMMARY

East European species *Rubus bertramii* has been for the first time recorded in Eastern Europe.

---

УДК 582.71 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 7

© Е. А. Чубарь

# *RUBUS PUNGENS* (*ROSACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ РОССИИ С ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

E. A. TCHUBAR. *RUBUS PUNGENS* (*ROSACEAE*) — A NEW SPECIES FOR RUSSIAN FLORA FROM THE FAR EAST

Институт биологии моря ДВО РАН
690042 Владивосток, ул. Пальчевского, 14
Поступила 14.06.2000

На о-ве Стенина в заливе Петра Великого Японского моря найден новый для России вид *Rubus pungens*. Показано, что приморские растения представляют его особую разновидность. Приведено описание морфологических признаков, охарактеризованы особенности биологии и характер распространения новой разновидности *R. pungens* var. *austromaritimus*.

Ключевые слова: флористические находки, *Rubus pungens*, новые таксоны.

В августе 1996 г. при описании растительности о-ва Стенина (в заливе Петра Великого Японского моря), входящего в состав Дальневосточного государственного морского заповедника, автором был обнаружен неизвестный ранее для России (и всей территории бывшего СССР) вид из рода *Rubus* L. Сравнение нашего растения с описаниями видов *Rubus*, распространенных на зарубежных сопредельных территориях, в Японии (Ohwi, 1965), Китае (Lu, 1985), Тайване (Liu, Su, 1977; Hsien, Ohashi, 1993), Корее (Nakai, 1918; Lee, 1993), показало, что найденный *R. pungens* Camb. относится к группе азиатских субальпийских полупростратных малин секции *Pungentes* Focke подрода *Ideobatus* Focke.

*Rubus pungens* Camb. 1844, in Jacq., Voy. Inde. 4 : 48. pl. 59; Maxim. 1871, Ind. Mél. Biol., 8 : 386; Hook. f. 1878, Fl. Brit. Ind., 2 : 341; Focke 1911, Bot. Jahrb. 36. (Beibl. 82) et Bibl. Bot., 72 (2) : 165, Diels 1912, Not. Roy. Bot. Gard. Edinb., 7 : 233; Card. 1914, in Lecomte, Not. Syst., 3 : 307; Rehd. 1924, Journ. Arn. Arb., 5 : 195; Hand.-Mazz. 1933, Symb. Sin., 7 : 500; Hara 1972, Journ. Jap. Bot., 47 (5) : 140; Zhongguo gaodeng zhiwu tujian (Определитель высших растений Китая), 1972, 2 : 276. t. 2282; Hara et Ohashi 1975, Fl. East. Himal., 3 : 52; Liu et Su 1977, Fl. Taiwan, 3 : 124, Yü et Lu 1982, Zhiwu fenglei xuebao (Обозрение систематики растений), 20 (30) : 302; Hsieh 1989, Journ. Taiwan Mus., 42 : 115. Рубус колючий.

Кустарник с арковидными и ползучими укореняющимися на верхушке побегами, вооруженными шипами, до 3 м дл.; листья перепончатые, непарноперистые, 5—12 см дл., с (3) 5—9 (11) яйцевидными, треугольно-яйцевидными или яйцевидно-ланцетными листочками 2—5 см дл., 1—3 см шир., голые или опушенные; черешки 2—6 см дл. с опушением и мелкими шипами или голые; прилистники мелкие, линейные, по краю опушенные; цветоножки 2—3 см дл. с опушением и тонкими шипами; цветки 1—2 см в диам., одиночные или собранные по 2—4 в щитковидное соцветие, расположенные на верхушке цветоносных побегов или в пазухах прицветных листьев; чашечка полусферическая, снаружи опушенная и с прямыми колючками; чашелистики линейные, ланцетные, треугольно- или яйцевидно-ланцетные, 1.5—2 см дл., на верхушке заостренные, снаружи опушенные, изнутри почти войлочно опушенные; лепестки линейные, продолговатые, обратнояйцевидные или округлые, белые, розоватые или красно-фиолетовые, короче, равные или превышающие чашелистики; тычинки многочисленные, не равные по длине, в основании слегка уплощенные; пестики во множестве, столбики голые или волосистые; завязь опушенная или почти голая; плоды округлые, красные или оранжево-красные, 1—1.5 см в диам., опушенные или почти голые; костянки яйцевидно-шаровидные. 2—3 мм дл., морщинистые.

Распространен на северо-западе Индии, в Непале, Сиккиме, Бутане, на севере Мьянмы, в Центральном, Восточном и Южном Китае, на Тайване, на п-ове Корея (центральная и южная части) и Японии (о-ва Хонсю, Сикоку, Кюсю).

В составе полиморфного *R. pungens* s. l. выделяют 7 разновидностей: *R. pungens* var. *pungens*, *R. pungens* var. *oldhamii* (Miq.) Maxim., *R. pungens* var. *villosus* Card., *R. pungens* var. *ternatus* Card., *R. pungens* var. *discolor* Prokh., *R. pungens* var. *horridulus* (Hook. f.) Hara, *R. pungens* var *linearisepalus* Yü et Lu. Разновидность *R. pungens* var. *oldchamii* в литературе по флорам Японии и Кореи обычно указывается как самостоятельный вид *R. oldchamii* Miq. Разновидность *R. pungens* var. *discolor*, описанная по сборам А. Генри из Китая (Проханов, 1924), в современной литературе по флоре Китая не указывается.

Варьирование признаков у растений *R. pungens* весьма значительное даже в пределах одного района: наличие—отсутствие железистого опушения и (или) его локализация, форма и размеры листьев и степень их рассеченности, характер развития шипов и колючек, особенности опушения побегов, листьев, черешков, чашелистиков, форма лепестков и чашелистиков и соотношение их длины, окраска лепестков и тычинок, форма и размеры плодов и костянок и др. Получены предварительные данные о том, что происходит уменьшение железистого опушения, количества шипов на стеблях и колючек на чашечках от юго-восточных районов Тибета и северо-западной части провинции Юньнань по направлению к провинциям Сычуань, Ганьсу и к некоторым районам провинции Шэньси (Lu, 1985).

Комплекс признаков собранных растений не позволяет отнести их к какой-либо из вышеуказанных разновидностей; они характеризуются своеобразной комбинацией общих признаков, а также рядом специфических отличий: лепестки, превышающие чашелистики, (5) 7—9 (11)-листочковые листья 5—12 см дл. с крупным цельным терминальным листочком (2) 2.5—4.5 (5) см дл., (1) 1.5—3.5 (4) см шир., наличие единичных стипулярных шипов на турионах. На основании этих особенностей выделяется новая разновидность.

**Rubus pungens Camb. var. austro-maritimus Czubarj var. nov.** (sect. *Pungentes* Focke).

Frutex. Turio arcuato-prostratus autumno induratus ad apicem radicans, glabrescens, teres, 2—4 mm in diam., virescens vel rubescens, aculeis armatus; aculei falcati complanati, 1—3.5 mm lg. admixtis rectiformibus et singulis stipularibus (caulis segmentum 5 cm lg. — 10—13 aculeis); folia imparipinnata membranacea, foliolis (5) 7—9 (11); foliolum terminale elongato-ovatum apice longe attenuatum, (3) 4—7 (8) cm lg., (2) 2.5—3.5 (4) cm lt., indivisum vel 1—2 lobis lateralibus, margine minute lobato-incisum et inaequaliter duplicato-serratum, basi rotundatum vel late romboideum; foliola lateralia ovata vel elongato-ovata ad apicem acuminata, margine irregulariter serrata et duplicato-serrata, subsessilia; foliola utrinque viridea subtus parum pallidiora, supra pilosa subtus solum ad nervos pilosa et spinis munutis donata; stipurae lineares, 0.5—0.9 mm lg., margine ciliatae; petiolus rachisque supra canaliculatus, glaber vel disperse pubescens, aculeis minitis. Caulis florifer lignosus, arcuatus, ad apicem procumbens vel repens, radicans, teres, 2.5—4 mm in diam., 1—2 m lg., rubescens, glaber, aculeis armatus; aculei falcati complanati vel aciculiformes, 1—3 mm lg.; rami floriferi 5—12 cm lg.; folia imparipinnata membranacea, 5—12 cm lg., foliolis 3—11 (solito 9); foliolum terminale ovatum, ovato-rhomboideum, late ovatum vel elongato-ovatum, (2) 2.5—4.5 (5) cm lg., (1) 1.5—3.5 (4) cm lt., acuminatum haud raro apice longe attenuatum, ad normam indivisum rarius ternatisectum; foliola lateralia late ovata, rotundata vel ovate-lanceolata, apice acuminata vel obtusata, 1—2.5 cm lg., 0.8—1.8 cm lt., subsessilia; foliola omnia margine minute lobato-incisa et duplicato-serrata, supra et margine pilosa subtus solum ad nervos pilosa et spinis minutis donata (rarius folia adolescentia holotricha), foliola basi rotundata vel late rhomboidea; petioli foliorum rachisque solito pubescentes, rarius glabri, supra canaliculati, aculeis armati, aculei falcati complanati, 1—1.5 mm lg.; stipulae lineares, 0.3—0.7 cm lg., margine ciliatae, persistentes; flores solitarii terminales, 1.3—2.4 cm in diam.; pedicelli ad normam pubescentes et aculeolati, in parte superiore (sub calycis) dense pilosi et glandulosi, 2—3 (3.5—4) cm lg.; calyx post anthesin persistens; tubus calycis hemisphaericus extra dense pilosus et glandulosus, aculeatus, aculei aciculiformes vernicosi; laciniae calycis 0.3—0.4 cm lt. 0.8—1.3 cm lg., apice acutatae subcaudato-attenuatae, intus dense albo-ciliatae subtomentosae, extus pilosae et glandulosae; petala alba vel rosea oblonga vel elliptico-spathulata, 1—1.3 cm lg., calycem superantia vel eam aequalia; carpella villosa; fructus maturi ignoti sunt. Fl. VI—VII. (Fig. 1—2).

Typus. Rossia. Oriens Extremus, sinus Petri Magni maris Japonici, insula Stenini, in parte australis, silva frondosa mixta, 19 VII 1997, E. A. Czubarj (Herbarium Reservati Marini Extremiorientali, isotypi — LE, VLA).

Affinitas. A *R. pungenti* var. *pungenti* petalis calycem aequantibus vel superantibus. calyce glanduloso et pedicellis on parte superiore glandulosis, a *R. pungenti* var. *horridulo* petalis albis et roseis, nec rubro-violaceis, a *R. pungenti* var. *discolore*, *R. pungenti* var. *oldhamii*, *R. pungenti* var. *ternato* et *R. pungenti* var. *villoso* foliis magis solito ex 7—9 (11) (non 3—5 (7)) foliolis compositis, a *R. pungenti* var. *linearisepalo* caulibus spinescentibus, caulibus et petiolis eglandulosis, petalis oblongis vel elliptico-spathulatis (non lineari-lanceolatis) insuper, a *R. pungenti* var. *discolore* foliis tomento nullo differt, a omnibus varietatibus foliolo terminal pro more indiviso (non ternatisecto) et majore nec non aculeis singulis stipularibus turionis differt. Forma localis insularis.

Кустарник. Годовалый побег арковидно распростертый, осенью древеснеющий, на верхушке укореняющийся, зеленоватый или красноватый, голый, округлый 2—4 мм в диам., вооруженный серповидными сплюснутыми с боков шипами 1—3.5 мм дл. с примесью прямых и единичных стипулярных (на отрезке стебля 5 см дл. — 10—13 шипов); листья перепончатые, непарноперистые из (5) 7—9 (11) листочков; терминальный листочек продолговато-яйцевидный с оттянутой верхушкой, (3) 4—7 (8) см дл., (2) 2.5—3.5 (4) см шир., цельный или с 1—2 боковыми лопастями; по краю надрезанный и неравномерно двоякопильчатый, в основании округлый или широко-ромбовидный; боковые листочки яйцевидные или продолговато-яйцевидные, на верхушке заостренные, по краю неравномерно пильчатые и двоякопильчатые, почти сидячие; листочки с обеих сторон зеленые, снизу несколько более бледные; сверху волосистые, снизу только по жилкам волосистые и с немногими колючками; прилистники линейные 0.5—0.9 мм дл., по краю реснитчатые; черешок листа вместе с рахисом сверху желобчатый, голый или рассеянно опушенный, вооруженный серповидными шипами. Цветоносный побег деревянистый, арковидный, на верхушке распростертый или ползучий, укореняющийся, в сечении округлый, 2.5—4 мм в диам., 1—2 м дл., красноватый, голый, вооруженный прямыми и серповидными шипами 1—3 мм дл.; цветоносные веточки 5—12 см дл.; листья перепончатые, непарноперистые, 5—12 см дл., из 3—11 (обычно из 9) листочков; терминальный листочек яйцевидный, яйцевидно-ромбический, продолговато- или широкояйцевидный, (2) 2.5—4.5 (5) см дл., (1) 1.5—3.5 (4) см шир., заостренный, нередко с оттянутой верхушкой, обычно цельный, реже тройчато-рассеченный; боковые листочки широкояйцевидные, округлые или овально-ланцетные, на верхушке заостренные или притупленные, 1—2.5 см дл., 0.8—1.8 см шир.; все листочки по краю мелколопастно-надрезанные, пильчатые и двоякопильчатые, в основании округлые или широкоромбические, почти сидячие, сверху и по краю опушенные, снизу только по жилкам опушенные и с мелкими колючками (реже молодые сплошь опушенные); черешки вместе с рахисом обычно опушенные, реже голые, вооруженные серповидными сплюснутыми с боков шипами 1—1.5 мм дл., сверху желобчатые; прилистники линейные, 0.3—0.7 см дл., по краю реснитчатые, приросшие к черешкам, сохраняющиеся; цветки одиночные, терминальные, 1.3—2.4 см в диам.; цветоножки 2—3 (4) см дл., голые или опушенные, с шипами или без них, в верхней части (под чашечкой) густо опушенные и железистые; чашечка после цветения остающаяся; трубка чашечки полусферическая, снаружи волосистая и железистая, с блестящими игольчатыми шипами; доли ее 0.3—0.5 см шир., 0.8—1.3 см дл., на концах заостренные, хвостовидно-оттянутые, изнутри густо бело-реснитчатые, почти войлочные, снаружи густо волосистые и железистые; лепестки белые или розовые, продолговатые или лопатчато-эллиптические 1—1.3 см дл., превышающие чашечку или равные ей; плодолистики волосистые; зрелые плоды неизвестны. Цветет со второй декады июня по первую декаду июля (рис. 1, 2).

Тип. Дальний Восток, залив Петра Великого Японского моря, о-в Стенина, южная часть, смешанный широколиственный лес, 19 VII 1997, Чубарь Е. А. (Гербарий Дальневосточного государственного морского заповедника (ДВГМЗ), изотипы — LE, VLA).

Родство. От *R. pungens* var. *pungens* отличается лепестками, равными или превышающими чашечку, железистой чашечкой и железистыми (в верхней части) цветоножками, от *R. pungens* var. *discolor*, *R. pungens* var. *oldhamii*, *R. pungens* var. *ternatus* и *R. pungens* var. *villosus* — более сложными листьями обычно из 7—9 (11) (а не из 3—5 (7)) листочков, от *R. pungens* var. *linearisepalus* — колючими побегами, нежелезистыми стеблями и черешками, лепестками продолговатыми или лопатчато-эллиптическими (а не линейными), кроме того, от *R. pungens* var. *discolor* — отсутствием войлочного опушения на листьях, от всех разновидностей — цельным

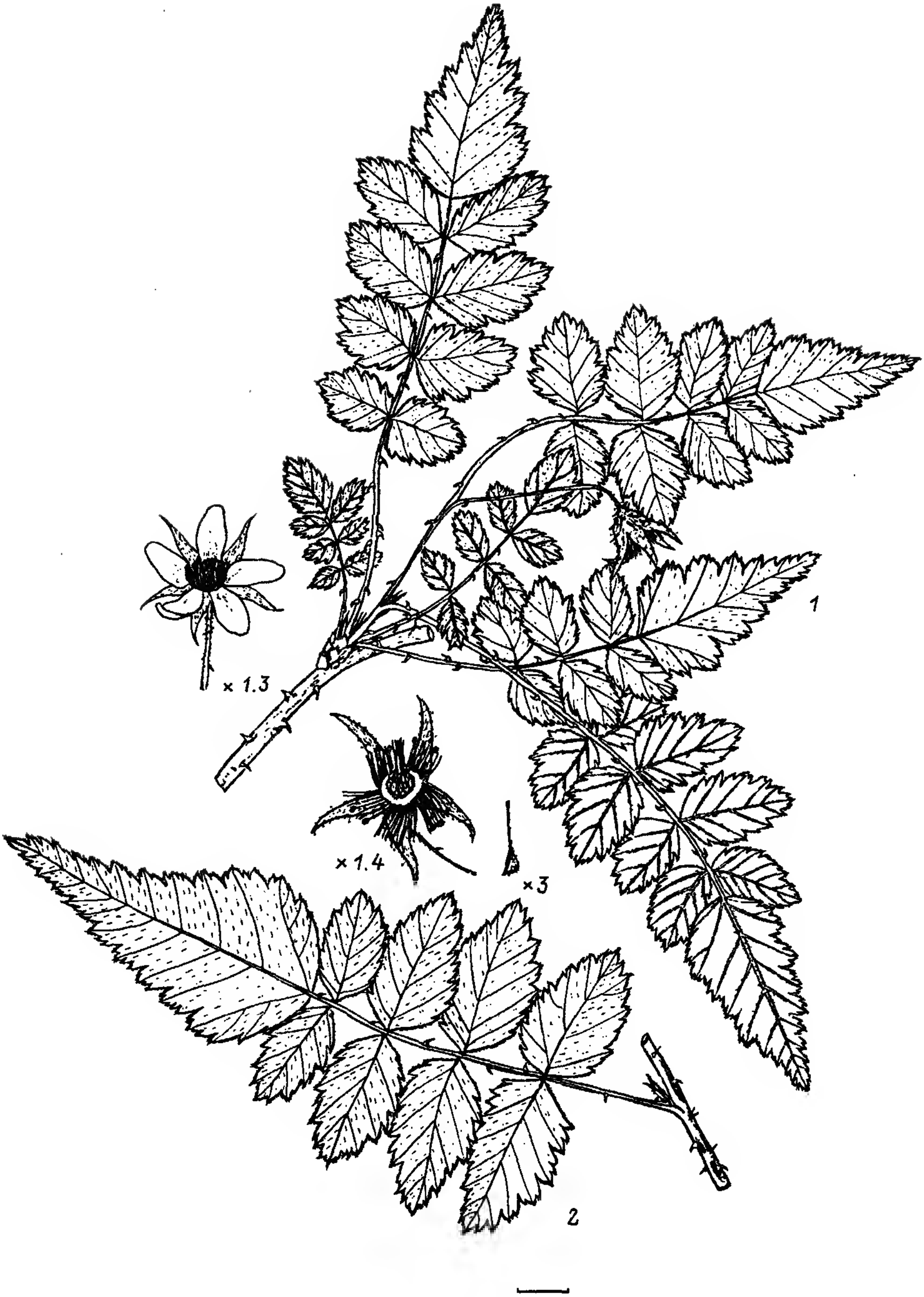


Рис. 1. *Rubus pungens* Camb. var. *austromaritimus* Czubarj.

1 — цветоносный побег после цветения, цветки, пестик; 2 — лист побега 1-года жизни. Масштабная линейка — 1 см. Ориг.

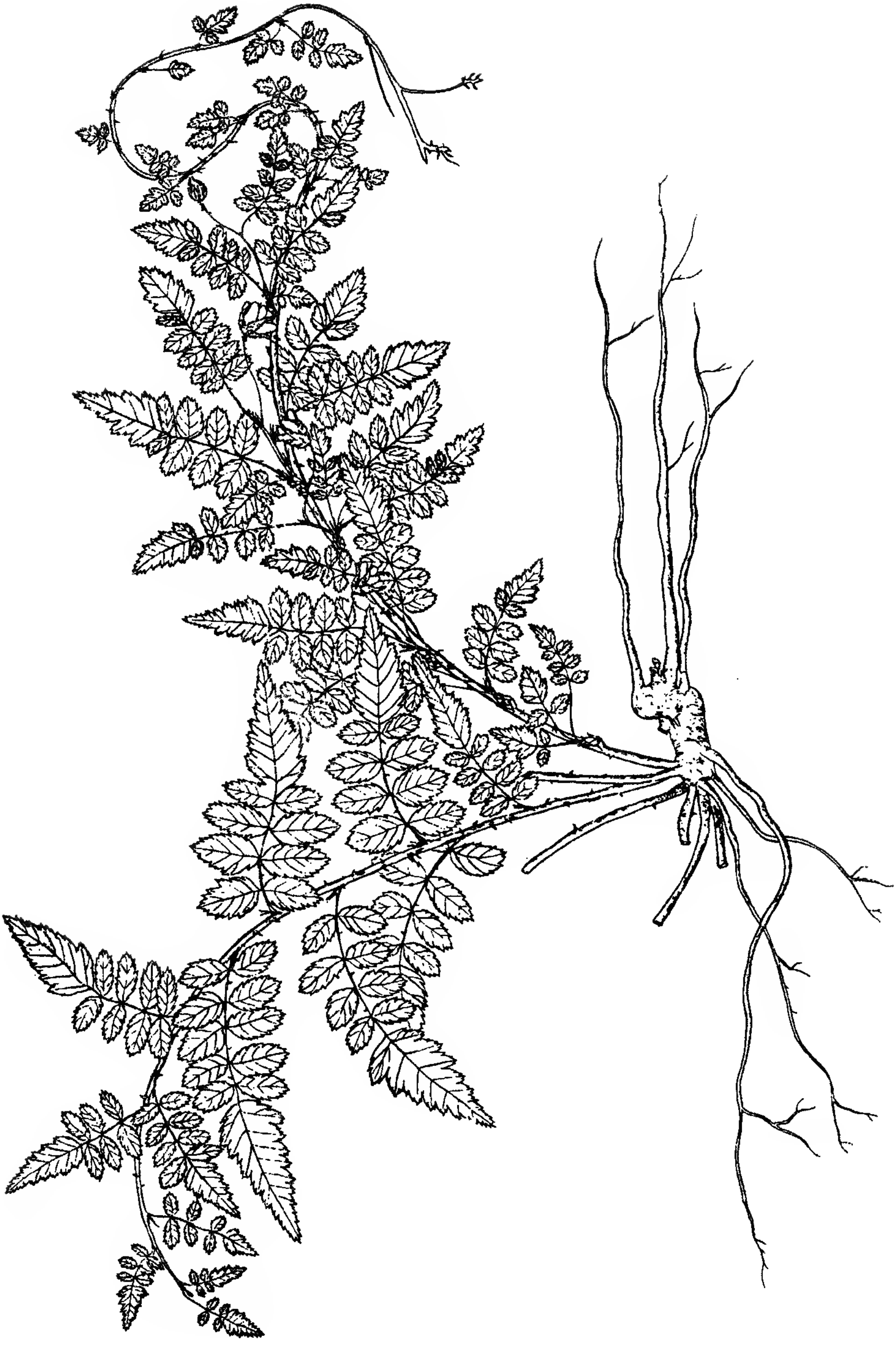


Рис. 2. Общий вид *Rubus pungens* Camb. var. *ausromaritimus* Czubarj.

(как правило), а не тройчато-рассеченным терминальным листочком и его большей величиной, а также — единичными стипулярными шипами на турионах.

Локальная островная разновидность.

Примечание. Мы не видели гербарных образцов *R. pungens* с других территорий. В зарубежной литературе (по Китаю, Японии, Тайваню, Корее) отсутствуют описания годовалых побегов рубусов, что затрудняет надежную идентификацию растений.

*R. pungens* var. *austromaritimus*, по-видимому, представляет собой молодую эколого-географическую форму, происхождение которой пока неясно. Дизъюнкция с *R. pungens* var. *oldhamii* — более 500 км, с остальными разновидностями (в том числе и с наиболее близкой по морфологии *R. pungens* var. *pungens*) — более 1500 км (провинции Шаньси, Шэньси, Хубэй). Преобладание вегетативного размножения над генеративным и отсутствие переопыления с близкими формами способствовали дифференциации и относительной стабилизации у *R. pungens* var. *austromaritimus* таких признаков, как характер опушения, расположение железистых волосков, форма шипов на турионах, размеры листовых пластинок и степень их рассеченности, соотношение длины лепестков и чашелистиков.

Приводим описание фитоценоза с малиной южноприморской.

Ясенник разнокустарниковый на юго-западном склоне островного хребта в южной его части. Высота — 25—30 м над ур. м. Основной состав древостоя образует ясень *Fraxinus rhynchophylla* Hance при незначительном участии дуба *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb., клена *Acer mono* Maxim. и липы *Tilia amurensis* Rupr. Деревья порослевого происхождения, многоствольные, 5—6 м выс. Сомкнутость крон — 0.7—0.8. Кустарниковый ярус под пологом леса разреженный, в «окнах» густой, до 2 м выс. Представлен *Acanthopanax sessiliflorum* (Rupr. et Maxim.) Seem., *Philadelphus tenuifolius* Rupr. et Maxim., *Euonymus maximowicziana* Prokh., *Lonicera ruprechtiana* Regel, *Ribes maximowiczianum* Kom. На опушке и в «окнах» обычны *Artemisia gmelinii* Web. ex Stechm., *Rubus crataegifolius* Bunge, *Lespedeza bicolor* Turcz., из внеярусных видов — *Vitis amurensis* Rupr., *Celastrus orbiculata* Thunb. Травяной покров густой, разнотравно-осоковый, проективное покрытие до 85 %. Основной фон создают *Carex reventha* V. Krecz., *C. siderosticta* Hance, *Maianthemum dilatatum* (Wood.) Nels. et Macbr.

В Тибете, Китае, на Тайване, в Японии и Корее *R. pungens* произрастает в разреженных горных лесах или на травянистых склонах на высоте от 600 до 3400 м над ур. м.

В составе популяции *R. pungens* на о-ве Стенина насчитывается около 1 тыс. особей, собранных в относительно компактную группировку, занимающую участок площадью 250—300 м$^2$. Популяция представлена взрослыми (генеративными и виргинильными) растениями. Проростков и ювенильных особей не обнаружено. За 3 года наблюдений (1996, 1997, 1999 гг.) полноценные плоды не отмечались. Размножение только вегетативное. Окореняющиеся терминальные почки (в числе 1—3), дающие начало новым парциальным кустам, развиваются поздно, в августе—сентябре, и не всегда успевают «вызреть». Неодревесневшие верхушки турионов вместе с почками в зимнее время обмерзают. Количество цветущих особей (за сезон) не превышает 10—15 % от общей численности растений.

Особенности биологии *R. pungens* свидетельствуют о нестабильности в условиях Южного Приморья такого признака, как длительность жизни побегов. Они разнотипные: 1) ассимилирующие в 1-й год жизни, цветущие, плодоносящие на 2-й год жизни, в последующем постепенно отмирающие; 2) ассимилирующие в 1-й и 2-й год жизни, не цветущие и не плодоносящие, длительно отмирающие; их боковые веточки стерильные, сосредоточены (как правило) в нижней, базальной части осей; верхушки последних прутьевидные, оголенные, одревесневающие.

Парциальные кусты, образующиеся при окоренении побегов 1-го типа, сохраняют связь с материнским растением в течение 1—2 лет, побегов 2-го типа — 2 и более лет. У сильнорослых экземпляров может одновременно развиваться до 2—4 разнотипных побегов.

Побеги 2-го типа можно отнести к неспециализированным с неполным циклом развития, выполняющим функцию вегетативного размножения (в понимании Н. П. Соколовой (1973)). Несомненно, что недоразвитие генеративных органов на побегах этого типа является следствием неблагоприятных внешних условий.

Образование на одном растении нескольких побегов в течение одного вегетационного сезона свидетельствует об отсутствии тормозящего влияния «главной» оси на придаточные почки, что отличает данный вид от типичных бореальных видов рода *Rubus* и подтверждает его тропическое происхождение.

Находка нового для флоры России кустарника показывает необходимость и важность мониторинговых исследований флоры и растительности в заповедниках. Именно регулярные наблюдения позволяют выявить виды, ранее малочисленные, вероятность нахождения которых на начальных этапах инвентаризации чрезвычайно мала, и виды с циклическим типом развития, которым свойственно переживать неблагоприятные условия в состоянии вторичного покоя.

Данный вид требует принятия специальных мер охраны: внесения в Красные книги России и Приморского края и создания коллекций в ботанических садах.

## Благодарности

В заключение выражаю признательность П. Г. Горовому и В. А. Недолужко за помощь в работе с литературой.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Проханов Я. И.* Новые виды китайских и японских малин // Бот. матер. Гербария Гл. бот. сада РСФСР. Л., 1924. Т. 5. Вып. 1. С. 54—56.

*Соколова Н. П.* Морфогенез вегетативных органов и жизненные формы в роде *Rubus* L. Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 68. Вып. 1. С. 84—99.

*Hsien C. F., Ohashi H., Rubus* L. // Flora of Taiwan. Taipei, Taiwan, 1993. Vol. 3. P. 119—146.

*Lee T. B.* Illustrated Flora of Korea. Seoul, 1993. 990 p.

*Liu T. S., Su H. Rubus* L. // Flora of Taiwan. 1977. Vol. 3. P. 104—132.

*Nakai T.* Flora Sylvatica Koreana. Pars VII. *Rosaceae.* Seoul, 1918. 80 p.

*Ohwi J.* Flora of Japan. Washington, 1965. 1067 p.

*Lu L. T. Rubus* L. // Flora Reipublicae Popularis Sinicae (Flora of China). Pekin, 1985. T. 37. *Rosaceae* (2). P. 10—218.

## SUMMARY

A new species for Russian flora *Rubus pungens* (*Rosaceae*) is recorded on the Stenii Island (Peter the Great Bay, the Sea of Japan) in Primorsky Territory. A new for the science varietes *R. pungens* var. *austromaritimus* Czeubarj is described. Its morphological characteristics, biological peculiarities and distribution are given.

# ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47 + 57) : 58

© Л. Е. Муравник

## АНДРЕЙ ЕВГЕНЬЕВИЧ ВАСИЛЬЕВ
## (к 70-летию со дня рождения)

L. E. MURAVNIK. ANDREY EVGENYEVICH VASSILYEV:
ON THE OCCASION OF HIS 70TH ANNIVERSARY

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 09.02.2001

В этом году отмечается 70 лет Андрею Евгеньевичу Васильеву, одному из крупнейших специалистов в области структурной ботаники.

А. Е. родился 16 июня 1931 г. в Орле в семье служащих. Его отец, Васильев Е. И., был инженером, мать, Варасова Е. Н., химик по специальности, работала в ГИБХ'е. В возрасте 2 лет А. Е. лишился родителей, которые были репрессированы, и воспитывался в семье родной сестры своей матери. Только в 1956 г. отца реабилитировали, и он, наконец, увидел сына, а мать умерла в заключении еще в 1942-м, задолго до реабилитации. Когда началась война, Андрей вместе со своими родственниками был эвакуирован в Нижний Тагил, а в Ленинград вернулся только в 1945 г.

После окончания школы в 1949 г. он поступил в Ленинградскую лесотехническую академию на лесохозяйственный факультет. Преподаватели академии, в числе которых были известные специалисты в области лесоводства, почвоведения, ботаники (профессора М. Е. Ткаченко, И. В. Тюрин, И. С. Мелихов, Н. А. Третьяков), отмечали у студентов этого набора большую заинтересованность в учебе и получении практических навыков.

А. Е. Васильев с отличием закончил ЛТА в 1954 г. по специальности «инженер лесного хозяйства». По распределению он стал работать инженером-таксатором в лесоустроительной экспедиции Всесоюзного объединения «Леспроект». Однако тяга к исследовательской работе побудила А. Е. перейти в Ленинградский НИИ лесного хозяйства, куда в 1956 г. он был зачислен младшим научным сотрудником. В 1960 г. А. Е. поступил в аспирантуру Лесотехнической академии. Здесь он начал интересоваться различными аспектами анатомии растений, в том числе проблемами эволюционной морфологии, онтогенеза, влияния окружающей среды на структуру растений. Широкий охват изучаемых вопросов позволил А. Е. стать квалифицированным специалистом в области анатомии вегетативных органов. Под руководством проф. П. Л. Богданова он подготовил и защитил кандидатскую диссертацию «Природа и некоторые биологические особенности вегетативных гибридов тополей». После защиты был принят на преподавательскую работу в Ленинградский ветеринарный ин-т, где читал лекции и проводил практические занятия, а также вел научную работу по тематике кафедры агрономии и ботаники.

В 1964 г. А. Е. Васильева зачислили в штат Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова на должность младшего научного сотрудника. А. Е. с энтузиазмом взялся за организацию и открытие в лаборатории анатомии и морфологии растений специализированного кабинета электронной микроскопии. Вместе с Е. А. Мирославовым ему приходилось не только осваивать новый метод исследования, но и заниматься поисками необходимого помещения и приведением его в порядок. В те годы А. Е. был одним из немногих отечественных исследователей, применивших новый высокоразрешающий метод для детальной характеристики клеток и тканей.

В течение ряда лет А. Е. Васильев разрабатывал один из разделов общей темы лаборатории анатомии и морфологии растений, касающийся ультраструктурной характеристики выделительных тканей в связи с функциями, которые они выполняют. Им были проведены исследования секреторных ходов и эфиромасляных железок, флоральных нектарников, слизеобразующих и протеиногенных клеток, солевых железок и кристаллоносных идиобластов. В работе была получена детальная цитологическая характеристика изучаемых объектов, а результаты сопоставлены с имеющимися в литературе биохимическими данными о составе секреторных продуктов. Проведенные исследования позволили обосновать представления о локализации последовательных этапов биосинтеза секрета в клеточных органеллах различных типов выделительных тканей и показать, что секрет или его предшественники, токсичные для самой клетки, заключены внутри органелл, ограниченных избирательно проницаемой мембраной. Было показано, что секреторные образования имеют специфическую структуру, которая определяется химической природой вырабатываемого секрета.

Результаты 10-летней работы по проблеме функциональной анатомии выделительных тканей были обобщены в докторской диссертации «Структурные основы секреции у растений», которую А. Е. успешно защитил в 1973 г. Впоследствии, в 1977 г., по этой же теме он подготовил и опубликовал монографию «Функциональная морфология секреторных клеток растений».

В разные годы своей деятельности А. Е. участвовал в работе больших творческих коллективов, в том числе при подготовке 2 атласов — по ультраструктуре растительных клеток и ультраструктуре тканей. Это были первые издания подобного рода в нашей стране. В «Атласе ультраструктуры растительных клеток» приводился обширный материал о строении пограничных мембран, клеточной оболочки и всех органелл цитоплазмы; обобщались данные об онтогенезе растительной клетки, о структуре клеток при различных экспериментальных воздействиях. В «Атласе ультраструктуры растительных тканей» давалась характеристика апикальных меристем, покровных, проводящих, ассимилирующих, запасающих, механических и секреторных тканей. За участие в коллективном труде по подготовке «Атласа ультраструктуры растительных клеток» он был удостоен премии им. К. А. Тимирязева Президиума АН СССР (1973 г.).

С 1975 г., став уже к этому моменту старшим научным сотрудником, А. Е. заинтересовался электронно-микроскопическим изучением грибов. Совместно с Ф. И. Камалетдиновой, научным сотрудником Казахского института ботаники (Алма-Ата), им была подготовлена и опубликована «Цитология дискомицетов», первая в нашей стране монография об ультраструктуре клеток высших грибов. В книге приводились данные о содержимом цитоплазмы различных типов клеток грибов, полученные на оригинальном материале. Авторы проанализировали процессы развития и старения у грибов, уделили особое внимание структуре ядер и полярных телец веретена деления. Они описали закономерности роста грибной клетки, цитокинеза, роль аппарата Гольджи, строение порового аппарата и его функциональное значение. В книге убедительно показана возможность использования ультраструктурных признаков в систематике и филогении грибов.

Позже совместно с А. А. Степановой, старшим научным сотрудником Туркменского института ботаники (Ашхабад), А. Е. подготовил монографию, освещающую закономерности индивидуального развития агариковых грибов. В этой книге был дан сравнительный анализ изменений в ультраструктуре всех типов клеток плодовых тел и вегетативного мицелия в ходе морфогенеза. Результаты работы подтвердили существовавший до этого тезис об отсутствии у грибов корреляции между ультраструктурой клеток и их функциями. Сочетание признаков прокариотных и эукариотных клеточных механизмов у грибов позволило авторам рассматривать грибы как мезокариоты. А. А. Степанова и А. Е. Васильев продемонстрировали, что ультраструктурные признаки можно использовать для систематики и филогении агариковых грибов с не меньшим основанием, чем морфологические признаки.

В 1987 г. А. Е. переводят на должность главного научного сотрудника института. Помимо анатомических исследований он курирует электронно-микроскопические исследования по эмбриологии, палинологии, микологии и альгологии. А. Е. заинтересованно относится к работам своих коллег, какой бы проблемой они ни занимались, всегда готов поделиться своим опытом, знаниями, новинками научной литературы. Многие специалисты и молодые сотрудники не только Ботанического ин-та, но и других организаций из разных городов и стран обращаются к нему за консультациями.

Занимаясь научно-исследовательской работой, А. Е. много внимания всегда уделял популяризации знаний по общим вопросам анатомии и цитологии растений. Ему принадлежит ряд обзорных работ о структуре клеточной оболочки («Строение и образование микрофибрилл клеточной оболочки», 1984), о строении и функции эндомембранной системы («Функциональная морфология аппарата Гольджи растительных клеток», 1993), об особенностях организации ядра и ядрышка («Изменение структуры ядра клеток мезофилла в ходе развития листа тополя», 1988). Серия из 5 работ по цитоскелету животных, высших растений, грибов и водорослей (1996) представляет особую ценность и может рассматриваться как отдельная монография.

А. Е. отдает много времени научно-организационной работе. Его редакторская деятельность началась в 1979 г., когда он стал заместителем главного редактора «Ботанического журнала». В разные годы А. Е. являлся членом координационного совета АН СССР, членом докторского спецсовета СПбГУ, членом Ученого совета, кандидатского спецсовета и библиотечного совета Ботанического ин-та. Разнообразная научно-организационная деятельность и широкий кругозор ученого способствовали тому, что А. Е. всегда живо интересовался современными направлениями развития ботаники. Неоднократно ему приходилось выступать с обзорами о состоянии структурной ботаники в нашей стране.

Опыт преподавания в Ветеринарном ин-те пригодился А. Е. в более поздние годы, когда он был приглашен читать лекции по ультраструктуре клеток растений и грибов для студентов кафедры ботаники биологических факультетов СПбГУ, Чечено-Ингушского ун-та, Педагогического ин-та им. Герцена, Педагогического ин-та г. Сумы (Украина). В составе коллектива авторов он участвовал в написании учебника по морфологии и анатомии растений для высших учебных заведений. Недавно вместе с доктором Р. Е. Кренгом (Иллинойсский ун-т, США) А. Е. подготовил курс «Анатомия растений» на английском языке для Internet.

В 1991 г. ему было присуждено ученое звание профессора.

А. Е. в совершенстве владеет английским языком. Вместе с М. Ф. Даниловой и Ю. В. Гамалеем он участвовал в переводе на русский язык монографии К. Эзау «Анатомия семенных растений». Неудивительно, что А. Е. регулярно приглашают для синхронного перевода научных докладов, с которыми выступают гости Ботанического ин-та, приезжающие сюда из разных стран мира.

А. Е. принимал участие практически во всех съездах и конференциях, посвященных электронной микроскопии, активно участвовал в работе ряда международных форумов, в том числе XII Международного ботанического конгресса (Ленинград, 1975), X конгресса европейских микологов (Таллин, 1989), Международного симпозиума по дрожжам (Рига, 1991), XI Европейского конгресса по электронной микроскопии (Дублин, 1996), Международной конференции по анатомии и морфологии растений (С.-Петербург, 1997).

Неоднократно он был руководителем грантов РФФИ по инициативным проектам. Участвовал в совместном советско-американском проекте «Взаимодействие между лесами, растениями и загрязнителями», в рамках которого провел электронно-микроскопическое изучение тканей листа тополя после воздействия сернистым газом.

В декабре 1994 г. Указом Президента Российской Федерации А. Е. Васильеву присвоено почетное звание «Заслуженный деятель науки Российской Федерации».

Под руководством А. Е. подготовлено 15 кандидатов и докторов наук. Его ученики работают не только в России, но и в Грузии, Казахстане, Туркмении.

В настоящее время А. Е. ведет интенсивную научную работу, разрабатывая важное направление структурной ботаники — количественную анатомию растений. Необыкновенная работоспособность позволяет А. Е. вести кропотливую и трудоемкую работу в этой области.

Круг интересов А. Е. Васильева весьма широк, весóм его вклад в анатомию и цитологию растений. Он является признанным авторитетом не только среди ботаников, но также среди физиологов растений и микробиологов. Автор и соавтор нескольких монографий и учебников для вузов, А. Е. разрабатывал и разрабатывает актуальные проблемы сравнительной, онтогенетической и функциональной анатомии высших растений, водорослей и грибов. Об объеме научной деятельности А. Е. Васильева можно судить по количеству опубликованных работ, насчитывающих 150 наименований, в том числе 5 монографий и учебников (в соавторстве) и 61 научную статью, включающих в себя большое число обзоров по самым актуальным вопросам анатомии и клеточной биологии растений.

Пожелаем юбиляру здоровья, энергии, творческого подъема для осуществления дальнейших исследований. Его знания и опыт неоценимы для воспитания молодого поколения анатомов.

## СПИСОК ОСНОВНЫХ ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ А. Е. ВАСИЛЬЕВА

**1962.** О влиянии стимуляторов на деятельность каллюса // Известия высших учебных заведений. Лесной журн. № 3. С. 31—32.

Строение листьев у межвидовых периклинальных химер тополей // ДАН СССР. Т. 146. № 3. С. 710—713.

Строение листьев секториальных химерных побегов тополей // Бот. журн. Т. 47. № 11. С. 1661—1666.

**1963.** Природа и некоторые биологические особенности вегетативных гибридов тополей. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: Лесотехническая академия. 22 с.

Вегетативное расщепление у тополей и его закономерности // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. Вып. 48. С. 68—72.

**1964.** Некоторые вопросы биологии растительных химер // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. Вып. 54. С. 20—26.

Особенности индивидуализировавшихся побегов химерных тополей // Науч. докл. высш. школы. Биологические науки. № 3. С. 184—189.

Явление старения смоляных ходов и его значение для подсочки // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. № 6. С. 158—162.

Некоторые теоретические вопросы подсочки ели // Гидролизная и лесохимическая промышленность. № 8. С. 14—16.

**1965.** Индуцированная инверсия компонентов у периклинальных химер тополей // ДАН СССР. Т. 164. № 6. С. 1401—1404.

Анатомическое строение смолоносной системы древесины ели и лиственницы в связи с подсочкой // Раст. рес. Т. 1. Вып. 4. С. 521—532.

Ксероморфные признаки в роде *Populus* L. Проблемы современной ботаники. М.; Л.: Наука. Т. 2. С. 69—74.

**1966.** Проблемы изучения клеточной оболочки на современном этапе // Бот. журн. Т. 51. № 7. С. 990—1012.

Некоторые особенности субмикроскопической структуры секреторной системы растений в связи с ее функциональным значением // Раст. рес. Т. 2. Вып. 3. С. 331—340.

Растительная клетка. Анатомия растений / Под ред. В. Г. Александрова. Учебник для биол. спец. ун-тов. М.: Высш. школа. С. 12—98.

Некоторые проблемы современной гистологии растений // Бот. журн. Т. 51. № 11. С. 1531—1541. (Совместно с М. Ф. Даниловой, Е. А. Мирославовым).

Материалы по субмикроскопической морфологии некоторых типов выделительных тканей. Симпозиум по применению электронной микроскопии в ботанических исследованиях. Киев, С. 23—26.

**1968.** О так называемых «окаймленных» пузырьках — новых структурных компонентах животных и растительных клеток // Цитология. Т. 10. Вып. 10. С. 1225—1233.

О природе так называемых ломасом и некоторых особенностях поверхности протопласта растительных клеток // Бот. журн. Т. 53. № 11. С. 1543—1557. (Совместно с М. Ф. Даниловой, Е. А. Мирославовым).

**1969.** Особенности эндоплазматического ретикулума в выделительных клетках борщевика // Цитология. Т. 11. Вып. 3. С. 298—307.

Субмикроскопическая морфология клеток нектарников // Бот. журн. Т. 54. № 7. С. 1015—1031.

**1970.** Молекулярная организация биологических мембран // Цитология и генетика. Т. 4. № 1. С. 80—86.

О локализации синтеза терпеноидов в растительной клетке. (Данные электронной микроскопии) // Раст. рес. Т. 6. Вып. 1. С. 29—45.

Ультраструктура стигматоидных клеток *Lilium* // Физиол. раст. Т. 17. № 6. С. 1240—1248.

Применение метода электронной микроскопии для изучения путей синтеза и локализации эфирного масла в растительной клетке. Актуальные проблемы изучения эфирномасличных растений и эфирных масел. Кишинев. С. 8—10.

**1971.** Электронно-микроскопическое исследование интегументального тапетума и смежных тканей семязачатка у *Calendula officinalis* L. // Бот. журн. Т. 56. № 3. С. 335—346. (Совместно с М. А. Плиско).

Новые данные по ультраструктуре клеток нектарников цветка // Бот. журн. Т. 56. № 9. С. 1292—1306.

**1972.** Проблемы эндоцитоза и автофагии в растительной клетке. Ультраструктура растительных клеток / Под ред. Г. М. Козубова, А. Е. Васильева. Л.: Наука. С. 3—60.

Ультраструктура нектарников огурца // Цитология. Т. 14. Вып. 4. С. 405—414.

Гиалоплазма, рибосомы, эндоплазматический ретикулум. Атлас ультраструктуры растительных клеток / Под редакцией Г. М. Козубова, М. Ф. Даниловой. Петрозаводск. Карельский филиал АН СССР. С. 106—125.

Аппарат Гольджи. Там же. С. 126—139.

Микротельца, мультивезикулярные тельца, микротрубочки. Там же. С. 190—199.

Вакуоли, лизосомный аппарат. Там же. С. 178—188.

**1973.** Морфологические аспекты биогенеза эфирных масел в растениях. Селекция и технология возделывания эфирномасличных культур. Т. 2. С. 25—31.

Структурные основы секреции у растений. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 37 с.

**1974.** Ультраструктура железок *Betula verrucosa* Ehrh. // Раст. рес. Т. 10. Вып. 2. С. 188—194. (Совместно с М. А. Плиско).

Ультраструктура выделительных клеток растений в период зимнего покоя. Электронная микроскопия в ботанических исследованиях. Петрозаводск. С. 36—39.

Исследование тонкой структуры устьиц у *Araucaria* и *Agathis*. Там же. С. 39—43. (Совместно с Г. В. Васильевой).

Электронно-микроскопическое исследование эпидермы листа некоторых хвойных. Там же. С. 43—46. (Совместно с Г. В. Васильевой).

**1975.** Белковые кристаллы в клетках растений // Цитология. Т. 17. Вып. 4. С. 371—389. (Совместно с Ю. В. Гамалеем).

Ультраструктура листьев *Nicotiana tabacum* при освобождении растения от инфекции *Peronospora tabacina* Adam. // Микология и фитопатология. Т. 9. Вып. 6. С. 468—472. (Совместно с Р. А. Богоявленской).

**1976.** Электронно-микроскопическое исследование секреторных структур ловчих кувшинов *Nepenthes khasiana* Hook./ Тез. докл. 10-й Всесоюз. конф. по электронной микроскопии. М. Т. 2. С. 360—362.

Ультраструктура устьичного аппарата голосеменных в связи с проблемой устьичных движений // Бот. журн. Т. 61. № 4. С. 449—465. (Совместно с Г. В. Васильевой).

Идентификация липофильных веществ при электронно-микроскопических исследованиях. Методы подготовки сложных объектов и анализ электронно-микроскопических изображений. Петрозаводск. С. 133—135.

Effets du gemmage sur l'ulrastructure des cellules sécrétrices des canaux de l'ecorce des tiges de *Pinus sylvestris* L. et *Picea abies* (L.) Karst. // Protoplasma. Vol. 89. N 1—2. P. 41—48. (Совместно с Ж.-П. Кардом).

**1977.** Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л.: Наука. 208 с.

Электронно-микроскопическое исследование дифференцированного зародышевого мешка у *Bothriochloa ishaemum* // Тр. Биол. ин-та СО АН СССР. Т. 32. С. 107—112. (Совместно с Р. Д. Московой).

**1978.** Современные представления о механизмах секреции компонентов нектара. Биохимические и биофизические механизмы транспорта веществ у растений и его регуляции. Горький. С. 30—32.

Ультраструктурные аспекты старения и отмирания клеток. Электронная микроскопия в ботанических исследованиях. Рига. С. 31—37.

Об ультраструктуре гиф *Rhytisma salicinum* (Pers.) Fr. в клетках листа *Salix cinerea* L. Там же. С. 78—81. (Совместно с Ф. И. Камалетдиновой).

Ботаника: анатомия и морфология растений. Учеб. пособие для биол. спец. пед. ин-тов. М.: Просвещение. 480 с. (Совместно с Н. С. Ворониным, А. Г. Еленевским, Т. И. Серебряковой).

**1979.** [Рец.] А. И. Ширяев. Субмикроскопическая и макромолекулярная организация хлоропластов // Бот. журн. Т. 64. № 10. С. 1503—1504.

Электронно-микроскопическое исследование замыкающей пленки пор элементов древесины. Субмикроскопическое строение древесины и его роль в процессах делигнификации. Рига. С. 5—9.

Структурные основы секреции ионов у галофитов. Транспорт ионов у растений. Киев. С. 134—137.

**1980.** Ксилема. Атлас ультраструктуры растительных тканей / Под ред. М. Ф. Даниловой, Г. М. Козубова. Петрозаводск: Карелия. С. 141—186. (Совместно с Ю. В. Гамалеем, М. Ф. Даниловой).

Опорные (механические) ткани. Там же. С. 221—234.

Секреторные структуры. Там же. С. 235—282.

**1981.** Электронно-микроскопическое исследование древесины. Современные проблемы древесиноведения. Воронеж. С. 19—22.

**1982.** Ультраструктура клеток мелких жилок листа *Populus trichocarpa* (*Salicaceae*) // Бот. журн. Т. 67. № 3. С. 278—284. (Совместно с Е. А. Мирославовым, Р. Е. Кренгом, Дж. Юном).

Ультраструктурные изменения мезофилла листьев тополя при осеннем старении и под воздействием сернистого газа. Взаимодействие между лесными экосистемами и загрязнителями. Таллин, С. 72—76. (Совместно с М. Ф. Даниловой, И. М. Кравкиной, Р. Е. Кренгом).

Цитология дискомицетов. Алма-Ата: Наука. 174 с. (Совместно с Ф. И. Камалетдиновой).

**1984.** Строение и образование микрофибрилл клеточной оболочки // Бот. журн. Т. 69. № 9. С. 1145—1158.

**1985.** Роль фенольных соединений в газообмене листьев при повреждающей клетки высокой температуре // Бот. журн. Т. 70. № 5. С. 588—596. (Совместно с В. Е. Шарковой, О. А. Семихатовой).

О примитивных чертах организации грибной клетки и происхождении эвкариотов // Бот. журн. Т. 70. № 9. С. 1145—1156.

**1986.** Изменение ультраструктуры нестимулированных пищеварительных железок *Pinguicula vulgaris* (*Lentibulariaceae*) в связи с секрецией // Бот. журн. Т. 71. № 8. С. 1050—1059. (Совместно с Л. Е. Муравник).

**1987.** Ультраструктура септального порового аппарата клеток плодовых тел *Psathyrella condolleana* (Fr.) Maire // Микология и фитопатология. Т. 21. Вып. 2. С. 118—122. (Совместно с А. А. Степановой).

**1988.** Изменение структуры ядра клеток мезофилла в ходе развития листа тополя // Цитология. Т. 31. Вып. 1. С. 15—22.

О фиброзиновых тельцах грибных клеток // ДАН СССР. Т. 301. № 4. С. 982—984. (Совместно с Ф. И. Камалетдиновой, И. П. Житниковой).

О тонком строении порового аппарата септ клеток *Suillus luteus* (Fr.) S. F. Gray // Микология и фитопатология. Т. 22. Вып. 1. С. 32—37. (Совместно с А. А. Степановой).

Электронно-микроскопическое изучение клеток плодовых тел *Rozites caperata* в онтогенезе. 1. Гимений // Онтогенез. Т. 19. № 2. С. 191—198. (Совместно с А. А. Степановой).

Ботаника: Морфология и анатомия растений. Учеб. пособие для пед. ин-тов по биол. и хим. спец. 2-е издание, переработанное. М.: Просвещение. 479 с. (Совместно с Н. С. Ворониным, А. Г. Еленевским, Т. И. Серебряковой, Н. И. Шориной).

Структура долипор агариковых грибов как систематический признак // Микология и фитопатология. Т. 22. Вып. 6. С. 503—511. (Совместно с А. А. Степановой).

The ultrastructure of the digestive glands in *Pinguicula vulgaris* L. (*Lentibulariaceae*) relative to their function. I. The changes during maturation // Ann. Bot. Vol. 62. N 4. P. 329—341. (Совместно с Л. Е. Муравник).

The ultrastructure of the digestive glands in *Pinguicula vulgaris* (*Lentibulariaceae*) relative to their function. II. The changes on stimulation // Ann. Bot. Vol. 62. N 4. P. 343—351. (Совместно с Л. Е. Муравник).

**1989.** [Рец.] Т. Б. Батыгина. Хлебное зерно. Атлас // Бот. журн. Т. 74. № 8. С. 1221—1229.

Состояние и перспективы развития структурной ботаники (цитологии, анатомии, эмбриологии, морфологии) // Бот. журн. Т. 74. № 8. С. 1090—1100.

Электронно-микроскопическое изучение клеток плодовых тел *Rozites caperata* в онтогенезе. II. Стерильные элементы // Онтогенез. Т. 20. № 2. С. 199—203. (Совместно с А. А. Степановой).

Изменение структуры ядра клеток мезофилла в ходе развития листа тополя // Цитология. Т. 31. Вып. 1. С. 15—22.

The impact of sulfur dioxide fumigation on the ultrastructure and photosynthesis of pine needles. II. Resin duct epithelial cells // Proceedings 2nd USA—USSR Symposium «Air pollution effects on vegetation». Broomall. P. 83—90. (Совместно с Р. Е. Кренгом).

The impact of sulfur dioxide fumigation on photosynthetic and the ultrastructural responses of mesophyll cells in developing *Pinus strobus* needles. III. Transition zone // Proceedings 2nd USA—USSR Symposium «Air pollution effects on vegetation». Broomall. P. 91—96. (Совместно с Р. Е. Кренгом, И. М. Кравкиной).

**1990.** The ultrastructure of ion-secreting and non-secreting salt glands of *Limonium platyphyllum* // Journ. Exper. Bot. Vol. 41. N 222. P. 41—46. (Совместно с А. А. Степановой).

Перспективы исследований в области структурной ботаники в СССР // Ботанические исследования. Минск. № 30. С. 33—42. (Совместно с М. Ф. Даниловой).

**1993.** Данные электронной микроскопии о морфогенезе базидий у *Inonotus tamaricis* // Микология и фитопатология. Т. 27. Вып. 1. С. 29—35. (Совместно с А. А. Степановой).

Функциональная морфология аппарата Гольджи растительных клеток // Цитология. Т. 35. Вып. 1. С. 5—33. (Совместно с Л. Е. Муравник).

Структурно-функциональная характеристика головчатых трихомов некоторых представителей семейства *Urticaceae* // Бот. журн. Т. 78. № 12. С. 1—8. (Совместно с М. Ш. Ахалкаци).

**1994.** Developmental and comparative ultrastructure of the glandular hairs in the two *Urticaceae*. I. *Urtica dioica* // Nordic Journ. Bot. Vol. 14. N 5. P. 531—545.

Developmental and comparative ultrastructure of the glandular hairs in the two *Urticaceae*. II. *Dendrocnide moroides*. Nordic Journ. Bot. Vol. 14. N 6. P. 657—670.

Фрагмопласт. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Под ред. Т. Б. Батыгиной. Т. 1. СПб.: Мир и семья. С. 208—209.

Ультраструктура порового аппарата септ клеток плодовых тел некоторых афиллофоровых грибов // Микология и фитопатология. Т. 28. Вып. 1. С. 41—48. (Совместно с А. А. Степановой).

Ультраструктурные аспекты развития базидий, базидиоспор и субгимения у *Bjerkandera fumosa* (Pers. Fr.) P. Karst. (*Polyporaceae*) // Микология и фитопатология. Т. 28. Вып. 5. С. 24—30. (Совместно с А. А. Степановой).

Ультраструктурные основы морфогенеза шляпочных грибов / Под ред. М. Ф. Даниловой). Ашхабад: Ылым. 264 с. (Совместно с А. А. Степановой).

**1995.** Ultrastructural observations on ascosporogenesis in *Ciboria betulae* (*Helotiales*: *Sclerotiniaceae*) // Can. Journ. Bot. Vol. 73. N 2. P. 209—223. (Совместно с Ф. И. Камалетдиновой, Т. К. Шумахером).

Ультраструктурные аспекты функционирования пищеварительных железок *Aldrovanda vesiculosa* // Физиология растений. Т. 42. Вып. 1. С. 5—13. (Совместно с Л. Е. Муравник, Я. Ю. Потаповой).

**1996.** О механизме движения спермиев // Бот. журн. Т. 81. № 9. С. 1—9.

Сравнительная структурно-функциональная характеристика цитоскелета животных и высших растений // Журн. общ. биол. Т. 57. № 3. С. 293—325.

Цитоскелет генеративной сферы высших растений // Журн. общ. биол. Т. 57. № 5. С. 567—591.

Структура и функции цитоскелета грибов // Успехи совр. биол. Т. 116. № 3. С. 346—359.

Цитоскелет водорослей // Цитология. Т. 38. Вып. 11. С. 1129—1144.

Ультраструктурные особенности стерильных элементов базидиом у афиллофоровых грибов // Микология и фитопатология. Т. 30. Вып. 1. С. 33—38. (Совместно с А. А. Степановой).

Ультраструктурные признаки и систематика агариковых грибов // Изв. АН Туркменистана. Сер. биол. наук. Т. 2. С. 11—17. (Совместно с А. А. Степановой).

**1997.** Динамика клеточных компонентов тканей листа *Populus deltoides* (*Salicaceae*) в ходе жизненного цикла. I. Апикальная меристема побега // Бот. журн. Т. 82. № 7. С. 1—17. (Совместно с Л. Е. Муравник).

Динамика клеточных компонентов тканей листа *Populus deltoides* (*Salicaceae*) в ходе жизненного цикла. II. Палисадный мезофилл в ходе роста // Бот. журн. Т. 82. № 9. С. 1—13. (Совместно с Л. Е. Муравник).

Динамика клеточных компонентов тканей листа *Populus deltoides* (*Salicaceae*) в ходе жизненного цикла. III. Палисадный мезофилл в ходе осеннего старения // Цитология. Т. 39. Вып. 9. С. 794—808.

Новый взгляд на эволюцию проводящей системы листьев покрытосеменных. Тр. междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб. С. 163—165.

**1999.** Первичные и вторичные плазмодесмы: частота распределения в апикальной меристеме побега и листе // Известия РАН. Сер. биологическая. № 4. С. 497—500.

**2000.** Динамика клеточных компонентов тканей листа *Arabidopsis thaliana* (*Brassicaceae*) в ходе дифференциации. I. Апикальная меристема и листовые примордии // Бот. журн. Т. 85. № 8. С. 68—83.

Quantitative ultrastructural data of secretory duct epithelial cells in *Rhus toxicodendron* // Internat. J. Plant Sci. Vol. 161. N 4. P. 615—630.

**2001.** Динамика клеточных компонентов тканей листа *Arabidopsis thaliana* (*Brassicaceae*) в ходе дифференциации. II. Палисадный мезофилл // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 3. С. 1—14. (Совместно с Л. Е. Муравник).

# ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92(47+57) : 58

© Р. В. Камелин, Н. И. Бобровская, Т. И. Казанцева,
Г. С. Малышева

## ПАМЯТИ И. В. БОРИСОВОЙ
## (1924—2000)

R. V. KAMELIN, N. I. BOBROVSKAYA, T. I. KAZANTSEVA, G. S. MALYSHEVA.
IN MEMORIAM: I. V. BORISOVA (1924—2000)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 15.03.2001

20 июня 2000 г. на 76-м году жизни скончалась Ида Васильевна Борисова, авторитетнейший биоморфолог, прекрасный знаток биологии степных растений. 50 лет жизни она отдала служению науке, и 47 из них — в коллективе Лаборатории растительности аридных регионов Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН.

Ида Васильевна родилась 29 июня 1924 г. в пос. Кемского лесозавода Шольского р-на Ленинградской обл. (ныне — Вологодской обл.), где ее отец — В. М. Борисов работал бухгалтером. В 1931 г. семья переехала в Ленинград, где И. В. пошла в школу. В 1943 г. она окончила в эвакуации в Пестове среднюю школу и поступила в Московскую сельскохозяйственную академию им. К. А. Тимирязева. Но ввиду тяжелого материального положения семьи уже через 3 месяца учебы И. В. вернулась в Пестово, где работала учетчиком в районном комитете по заготовкам. В августе 1944 г. семья смогла вернуться в Ленинград, где осенью И. В. поступила на географический факультет Ленинградского государственного университета. Специализировалась И. В. по кафедре ботанической географии, которой заведовал замечательный геоботаник А. А. Корчагин. По окончании ун-та в 1949 г. И. В. начала работать геоботаником в Комплексной научной экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения АН СССР, в отряде Л. Е. Родина, работавшем в Заволжье. Затем она работала в отрядах М. П. Петрова и А. А. Трушковского в низовьях Волги и Урала, причем уже через 3 года она самостоятельно закартировала обширную территорию около 18 тыс. км$^2$ в Междуречье Волги и Урала. В 1952 г. И. В. была переведена на работу в Монгольскую сельскохозяйственную экспедицию АН СССР (с местом работы в Ленинграде, в отделе геоботаники Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова, под руководством Е. М. Лавренко и А. А. Юнатова). В апреле 1953 г. она была принята старшим лаборантом в Лабораторию аридных и субаридных районов СССР, которой заведовал А. А. Юнатов. В этой лаборатории И. В. и работала до конца жизни — младшим, старшим, а затем — ведущим научным сотрудником.

С 1954 г. в связи с освоением целинных и залежных земель в Казахстане Отдел геоботаники БИН АН СССР приступил к многоплановым исследованиям в Северном и Центральном Казахстане. Уже в 1957 г. молодое поколение геоботаников БИН ярко проявило себя в этих работах. И. В. Борисова, Т. И. Исаченко и Е. И. Рачковская опубликовали 2 серьезные статьи по ботанической географии Северного Казахстана — «О лесостепи в Северном Казахстане» и «Основные ботанико-географические закономерности растительного покрова Северного Казахстана», в которых была вскрыта сложная зональная структура этой территории. Своеобразие прохождения различных зональных (подзональных) рубежей было увязано с влиянием особых типов рельефа, организующих обширные прилегающие равнины: низкогорных и мелкосопочных массивов и Зауральского пенеплена. Это имело немаловажное значение для работ на целине. В коллективе молодых геоботаников, работающих в Казахстане, И. В. начала углубленное изучение биологии степных растений (1-я публикация — в 1956 г.). Особенно активно И. В. начала работать как биоморфолог с 1957 г. после организации Казахстанской биокомплексной экспедиции БИН и ЗИН АН СССР, в которой принимали участие также казахстанские ботаники и почвоведы. С самого начала экспедиция была задумана как объединяющая маршрутные и стационарные исследования, и в стационарных работах на сухостепном и пустынно-степном стационарах виднейшую роль сыграла именно И. В. Борисова.

В 1960 г. И. В. защитила кандидатскую диссертацию «Основные жизненные формы двудольных травянистых растений степных фитоценозов Северного Казахстана». Руководителями ее работы были А. А. Юнатов и Е. М. Лавренко. Эта работа определила тематику основных направлений ее дальнейших исследований (биоморфология растений аридных стран, биоморфный анализ аридных фитоценозов, жизненные циклы степных растений). И. В. была прежде всего геоботаником, биогеографом, к биоморфологии она обратилась с целью проанализировать состав и структуру растительных сообществ по признакам биоморф. Оригинальность направления исследований И. В. обратила на себя внимание И. Г. Серебрякова и его учеников (одним из оппонентов И. В. по диссертации была Т. И. Серебрякова). Постоянная работа с живыми растениями в природе придавала характеристикам биоморф растений, которые она исследовала, особую полноту и точность. По знанию основных доминантных растений степей во всей полноте их морфологии мало кто в стране мог сравниться с И. В. Все более расширяя исследования доминантов степей в больших жизненных циклах, она охарактеризовала важнейшие жизненные формы степных растений (дерновинные злаки, полукустарнички, примитивные полукустарнички, каудексовые и подушковидные травы). Во время работ на стационарах в Казахстане И. В. постепенно расширяла поле исследований состава ценозов (фенология, ритмика сезонного развития, аспекты, возрастной состав ценопопуляций, семенная продуктивность и характер прорастания семян растений), консортивных связей растений, животных, грибных организмов. Ею написан один из крупных разделов уникального руководства «Полевая геоботаника», посвященных едва ли не основному объекту наблюдений при стационарных работах — сезонной динамике растительных сообществ. Особенно же полно талант И. В. как исследователя и руководителя стационарных исследований раскрылся во время работ на стационарах в Монголии, где она проработала 6 полевых сезонов (1970—1976 гг.). Обширные материалы, собранные там, обрабатывались И. В. 12 лет, причем нередко для сравнения привлекались материалы, собранные в Казахстане. Именно в период с 1974 по 1988 г. увидела свет бóльшая часть публикаций И. В. Борисовой. Среди них 4 тома коллективных монографий «Пустынные степи и северные пустыни МНР» (1980, 1981), «Сухие степи МНР» (1984, 1988) и др.

И. В. официально руководила работами немногих аспирантов и соискателей, но на стационарах Казахстана и Монголии у нее учились десятки полевых геоботаников.

С середины 1980-х гг. на стационарах в ущелье Кондара (Центральный Таджикистан) И. В. работала 4 полевых сезона. По итогам работ была опубликована коллективная монография «Листопадные ксерофильные леса, редколесья и кустарники» (1995), где 2 раздела написаны И. В. Борисовой и Т. А. Поповой.

В последние 10 лет жизни И. В. стала все чаще обращаться к обобщению больших фактических материалов, накопленных ею, в первую очередь с точки зрения теории биоморфологии. Она опубликовала небольшую, но емкую статью «О понятиях „биоморфа“, „экобиоморфа“ и „архитектурная модель“», причем и здесь ее особенно интересовала возможность многосторонних подходов к анализу структуры фитоценозов методами биоморфологии. На основе ранее опубликованных и новых материалов она разработала оригинальную классификацию монокормных поликарпических трав (ранее она их называла «одноглавые»), особо подчеркнув, что монокормные поликарпики — в основном типы аридных условий существования. Вместе с Т. А. Поповой она создала новую типологию структуры побегов многолетних трав (включающую 8 типов структур нарастания побегов). Наконец, небольшую заметку опубликовала И. В. и о растениях — вегетативных малолетниках. Всего И. В. Борисовой опубликовано более 150 работ.

И. В. Борисова посвятила науке всю жизнь. Она была исключительно эрудированным геоботаником широкого профиля, прекрасным знатоком литературы. Долгое время она комплектовала библиотеку Отдела, а позднее — Лаборатории. Очень скромная, немногословная, удивительно внутренне крепкая и чистая душой, И. В. создавала в коллективе обстановку устойчивого спокойствия. Ее высоко ценили, любили и уважали все коллеги и ближайшие сотрудники.

Светлую память об Иде Васильевне Борисовой мы сохраним до конца нашей жизни.

## СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ И. В. БОРИСОВОЙ

**1951.** Государственная защитная лесная полоса Чапаевск—Владимировка. Участок Палласовка—Владимировка // Тр. Комплексной науч. экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения. Т. 1. Вып. 1. С. 395—448. (Совместно с Л. Е. Родиным и др.).

**1956.** К биологии северокавказских зопников (*Phlomis* L.) // Бот. журн. Т. 41. № 9. С. 1352—1355.

**1957.** О лесостепи в Северном Казахстане // Бот. журн. Т. 42. № 5. С. 677—690. (Совместно с Т. И. Исаченко и др.).

Основные ботанико-географические закономерности растительного покрова Северного Казахстана // Изв. Всесоюз. геогр. об-ва. Т. 89. № 4. С. 308—321. (Совместно с Е. И. Рачковской и др.).

**1959.** Изучение ритма сезонного развития степных растений Центрального Казахстана // Материалы первой сессии научного совета по проблеме «Биологические комплексы районов нового освоения, их рациональное использование и обогащение». М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 72—74. (Совместно с Т. А. Поповой).

К биологии *Potentilla humifusa* Willd. // Бот. журн. Т. 44. № 4. С. 563—568.

**1960.** Карта природного районирования Северного Казахстана. М. 1 : 1 500 000 // Природное районирование Северного Казахстана (Приложение). М.; Л.: Изд-во АН СССР. (Совместно с А. Г. Доскач и др.).

Карта растительности Северного Казахстана. М. 1 : 1 500 000 // Там же. (Совместно с Е. И. Рачковской и др.).

Природное районирование Северо-Казахстанской области // Там же. (Совместно с Е. И. Рачковской и др.).

Опыт составления карты растительности Северного Казахстана // Бот. журн. Т. 45. № 5. С. 703—706. (Совместно с Т. И. Исаченко и др.).

Основные жизненные формы двудольных многолетних травянистых растений степных фитоценозов Северного Казахстана // Бот. журн. Т. 5. № 1. С. 19—33.

Основные жизненные формы двудольных многолетних травянистых растений степных фитоценозов Северного Казахстана // Автореф. канд. дис. Л.: Изд-во ЛГУ. 21 с.

**1961.** Биология и основные жизненные формы двудольных многолетних травянистых растений степных фитоценозов Северного Казахстана // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 13. С. 54—132.

Список основных растений Северного Казахстана по жизненным формам и эколого-фитоценотическим группам // Там же. С. 487—514. (Совместно с Т. И. Исаченко и др.).

Опыт комплексной характеристики *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr. // Матер. Казахстанской конф. по проблеме «Биологические комплексы районов нового освоения, их рациональное использование и обогащение». М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 66—75. (Совместно с Т. А. Поповой).

**1962.** Биолого-морфологическая характеристика травянистых подушковидных растений Северного Казахстана // Проблемы ботаники. VI. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 6. С. 336—345.

**1963.** Фенологические наблюдения в степных сообществах с учетом морфологии и биологии растений // Бот. журн. Т. 48. № 9. С. 1271—1281. (Совместно с З. Г. Беспаловой).

**1965.** Влияние поздневесенних заморозков на развитие некоторых растений пустынных степей Центрального Казахстана // Бот. журн. Т. 50. № 5. С. 694—697.

Изучение аспективности растительных сообществ // Проблемы современной ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 1. С. 291—294.

Ритмы сезонного развития степных растений и зональных типов степной растительности Центрального Казахстана // Тр. БИН АН СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 17. С. 64—100.

**1966.** Значение исследования биолого-морфологических особенностей растений для разработки методики учета их биологической продуктивности // Бот. журн. Т. 51. № 9. С. 1289—1292. (Совместно с Т. А. Поповой).

Опыт исследования консортивных связей степных растений и животных // Бюл. МОИП. Т. 71. № 4. С. 109—122. (Совместно с Л. В. Арнольди).

Особенности фенологических наблюдений при ботанических исследованиях // Методы фенологических наблюдений при ботанических исследованиях. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 55—71. (Совместно с З. Г. Беспаловой и др.).

**1968.** Сравнение зональных типов степей Северного и Центрального Казахстана по составу жизненных форм растений // Матер. межвузовского симпозиума «Изучение природы степей» (состоявшегося 22—28 апреля 1968 г. в г. Одессе). Одесса. С. 106—108. (Совместно с Т. А. Поповой).

**1969.** Жизненные формы организмов сухих и опустыненных степей и пустынь Центрального Казахстана // Биокомплексные исследования в Казахстане. В 3 частях. Ч. 2. Биокомплексные характеристики ценозообразователей Центрального Казахстана. Л.: Наука. С. 10—12.

Консорции и типы консортивных связей // Там же. С. 21—26. (Совместно с Л. В. Арнольди и др.).

Методика // Там же. С. 26—31. (Совместно с З. Г. Беспаловой и др.).

Сравнительная характеристика изученных видов растений степных сообществ // Там же. С. 252—285. (Совместно с Л. В. Арнольди и др.).

*Artemisia gracilescens* Krasch. et Iljin — полынь тонковатая // Там же. С. 133—144.

*Ferula songorica* Pall. ex Schult. — ферула джунгарская // Там же. С. 221—237. (Совместно с З. Г. Беспаловой).

*Linosyris tatarica* (Less.) C. A. Mey. — грудница татарская // Там же. С. 212—215.

*Stipa lessingiana* Trin. et Rupr. — ковыль Лессинга, ковылёк // Там же. С. 32—65. (Совместно с З. Г. Беспаловой и др.).

*Stipa sareptana* A. Beck. — ковыль сарептский, тырсик // Там же. С. 65—77.

*Tanacetum achilleifolium* (M. B.) Sch.-Bip. — пижма тысячелистниковая, ромашник тысячелистниковый // Там же. С. 201—207.

Симпозиум по изучению природы степей при Одесском государственном университете, 22—24 апреля 1968 // Бот. журн. Т. 54. № 2. С. 311—315. (Совместно с Е. И. Рачковской и др.).

Цветение и плодоношение тырсика *Stipa sareptana* Becker // Вопросы антэкологии (материалы к симпозиуму по антэкологии, 26—30 мая 1969 года. Пермь). Л.: Наука. 16 с. (Совместно с З. Г. Беспаловой).

**1971.** Возрастные этапы формирования дерновины степных злаков // Бот. журн. Т. 56. № 5. С. 619—626. (Совместно с Т. А. Поповой).

**1972.** Динамика численности и возрастного состава ценопопуляций дерновинных злаков в пустынных степях Центрального Казахстана // Бот. журн. Т. 57. № 7. С. 779—793. (Совместно с Т. А. Поповой).

Сезонная динамика растительного сообщества // Полевая геоботаника. Т. 4. Л.: Наука. С. 5—94.

Polycarpic herbaceous monocephalous plants // Eco-physiological foundation of Ecosystems productivity in arid zone (Internat. symp. USSR: June, 7—19. 1972). P. 101—103.

**1974.** Всхожесть и характер прорастания свежесобранных семян растений степных и пустынных сообществ Монголии // Тез. докл. 6-го Всесоюз. совещ. по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Ставрополь. С. 14—17.

Сезонная и разногодичная динамика строения травостоя в пустынных степях Северной Гоби // Структура и динамика степных и пустынных экосистем МНР. Л.: Наука. С. 47—53. (Совместно с Т. А. Поповой и др.).

Учет фенологического состояния степных и пустынных растений Северной Гоби (МНР) // Там же. С. 66—75. (Совместно с Т. А. Поповой).

**1975.** Особенности побегообразования у растений Северной Гоби // Тез. докл. XII МБК. Л.: Наука. 244 с. (Совместно с З. Г. Беспаловой и др.).

**1976.** Сравнительный анализ стационарного изучения сообществ // Биокомплексные исследования в Казахстане. Л.: Наука. Ч. 3. С. 243—253. (Совместно с Н. В. Мирошниченко).

Особенности фенологического развития растений степных и пустынных сообществ Северной Гоби (МНР) // Бюл. МОИП. Отд. биол. М.: Наука. Т. 42. С. 239—255. (Совместно с З. Г. Беспаловой).

Тонковатополынно-типчаково-ковылковое (Stipa lessingiana + Festuca sulcata + Artemisia gracilescens) и злаково-тонковатополынное (Artemisia gracilescens + Festuca sulcata + Stipa sareptana + S. lessingiana) сообщества (VI участок) // Там же. С. 7—92.

**1977.** Гобийский стационар Булган. Растительность // Продуктивность растительности аридной зоны Азии. Л.: Наука. С. 204—205. (Совместно с З. Г. Беспаловой, Т. А. Поповой).

Гобийский стационар Булган. Цветение, образование семян // Там же. 207 с. (Совместно с З. Г. Беспаловой, Т. А. Поповой, Ж. Санжидом).

Неоднородность почв и растительности холоднополынно-змеевково-ковыльковых с караганой степей в Северной Гоби // Растительный и животный мир Монголии. Л.: Наука. С. 75—102. (Совместно с Т. А. Поповой, Г. Н. Якуниным).

О жизненной форме *Ancathia igniaria* (Spreng.) DC. // Сб. «Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики». Л.: Наука. С. 186—194.

О численности компонентов брахантемово-реомюриевого сообщества (Северная Гоби) // Проблемы освоения пустынь. № 1. С. 42—51. (Совместно с Ж. Санжидом).

[Рец.] Биологическая флора Московской области / Под ред. Т. А. Работнова // Бот. журн. Т. 62. № 7. С. 1074—1078.

**1978.** Сравнение состава жизненных форм в сухих и пустынных степях и остепненных пустынях Монголии // Тез. докл. 6-го Делег. съезда Всесоюз. бот. общества. Кишинев. 12—17 сентября 1978. Л.: Наука. С. 190. (Совместно с З. Г. Беспаловой и др.).

Степень генеративности ценопопуляций доминирующих степных и пустынных видов // География и динамика растительного и животного мира МНР. М.: Наука. С. 40—46. (Совместно с Т. А. Поповой).

**1979.** Всхожесть и особенности прорастания зерновок ковылей *Stipa* L. (*Poaceae*) // Бот. журн. Т. 64. № 8. С. 1081—1090. (Совместно с З. Г. Беспаловой).

[Рец.] Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / Под ред. проф. А. А. Уранова и проф. Т. И. Серебряковой. М.: Наука. 1976, 1977. С. 1—217, 1—131 // Бот. журн. Т. 64. № 1. (Совместно с В. И. Василевичем, Т. А. Поповой).

**1980.** Семенное возобновление растений // Пустынные степи и северные пустыни МНР. Ч. 1. Природные условия (Булган Сомон). Л.: Наука. С. 154—175. (Совместно с З. Г. Беспаловой и др.).

Состав жизненных форм. Эколого-фитоценотические типы // Там же. С. 49—53.

**1981.** Пустынные степи и северные пустыни Монгольской Народной Республики. Ч. 2. Стационарные исследования (Булган Сомон). Л.: Наука. 259 с. (22 раздела написаны И. В. Борисовой совместно с З. Г. Беспаловой, Т. А. Поповой и др.).

**1982.** Всхожесть и характер прорастания семянок некоторых видов полыни (*Artemisia* L.) Центрального Казахстана и Монголии // Бот. журн. Т. 67. № 10. С. 1321—1328. (Совместно с З. Г. Беспаловой и др.).

Приспособление растений к аридным условиям и их биологическая продуктивность // Тр. Ин-та ботаники АН МНР. № 7. (Совместно с В. М. Свешниковой и др.).

К методике фенологического состояния растений // Тез. докл. 1-го Всесоюз. совещ. по горной фенологии. С. 60—61. (Совместно с Т. А. Поповой).

Семенное возобновление растений в пустынных и степных сообществах МНР // Тр. Ин-та ботаники АН МНР. № 7. (Совместно с З. Г. Беспаловой и др.).

Сравнение зональных и горных пустынных степей МНР // Тез. докл. 8-го Всесоюз. совещ. Изучение и освоение флоры и растительности высокогорий. Свердловск. 69 с. (Совместно с Т. А. Поповой).

*Salsola passerina* (*Chenopodiaceae*) в Северной Гоби (МНР) // Бот. журн. Т. 67. № 9. С. 1196—1206. (Совместно с Т. А. Поповой и др.).

**1983.** Биологическое изучение остепненных пустынь и пустынных степей Северной Гоби // Тез. MVR-Symposium, Erforschung Biologischer Reseaurcen der MVR. Halle. С. 83—92. (Совместно с Т. А. Поповой).

Состав, структура и продуктивность пустынного и пустынно-степного сообществ (Северная Гоби) // Экология. № 3. С. 28—32. (Совместно с Т. А. Поповой и др.).

**1984.** Всхожесть и характер прорастания семян некоторых монгольских видов рода *Caragana* (*Fabaceae*) // Бот. журн. Т. 69. № 6. С. 792—799. (Совместно с З. Г. Беспаловой и др.).

Жизненные формы растений // Сухие степи МНР. Природные условия (Сомон Унджул). Л.: Наука. С. 97—87, 138—159. (Совместно с Т. А. Поповой).

Жизненные формы растений сухих и опустыненных степей Центрального Казахстана // Ресурсы биосферы пустынь Средней Азии и Казахстана. М.: Наука. С. 151—153. (Совместно с З. Г. Беспаловой и др.).

**1985.** Biogeozönologische Untersuchungen der Steppen-wüsten und Wüstensteppen der nordlichen Gobi // Feddes Repertorium. Bd 96. Hf 5—6. S. 409—423. (With T. A. Popova).

**1986.** Особенности фенологии степных сообществ МНР // Природные условия и биологические ресурсы Монгольской Народной Республики (Тез. докл. Междунар. конф. Москва, 1986). М.: Наука. 63 с. (Совместно с Т. А. Поповой).

Памяти Ф. Я. Левиной (1898—1983) // Бот. журн. Т. 71. № 6. С. 826—829. (Совместно с Е. М. Лавренко, Л. Е. Родиным).

**1987.** Семенное возобновление ценопопуляций *Stipa sareptana* A. Beck. и *Stipa krylovii* Roshev. // Популяционная экология растений (Матер. конф. к 85-летию со дня рождения А. А. Уранова). М.: Наука. С. 53—56. (Совместно с Т. А. Поповой).

Фенология степных сообществ Монголии // Бот. журн. Т. 72. № 2. С. 177—190. (Совместно с Т. А. Поповой).

**1988.** Некоторые эколого-фитоценотические особенности степных дерновинных злаков // Бот. журн. Т. 73. № 4. С. 573—584. (Совместно с Т. А. Поповой).

Сухие степи Монгольской Народной Республики. Л.: Наука. Ч. 2. 238 с. (20 разделов написаны И. В. Борисовой совместно с Т. К. Гордеевой и др.).

Строение опустыненных степей Центрального Казахстана и пустынных степей Монголии // Актуальные вопросы ботаники в СССР. Тез. докл. 8-го Делег. съезда ВБО. Алма-Ата: Наука Каз. ССР. С. 185—186. (Совместно с Т. А. Поповой).

**1989.** Вертикальное строение биогеоценозов степной зоны МНР // Экология. № 3. С. 24—31. (Совместно с Т. А. Поповой).

Некоторые биологические особенности *Hypericum scabrum* (*Hypericaceae*) в Западном Тянь-Шане // Бот. журн. Т. 74. № 7. С. 982—994. (Совместно с Р. С. Верник, Т. Норбабаевой).

Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Бот. журн. Т. 75. № 10. С. 1420—1426. (Совместно с Т. А. Поповой).

**1991.** О понятиях «биоморфа», «экобиоморфа» и «архитектурная модель» // Бот. журн. Т. 76. № 10. С. 1360—1367.

Леонид Ефимович Родин (1907—1990) // Бот. журн. Т. 76. № 7. С. 1024—1032. (Совместно с Р. В. Камелиным, Б. К. Ганнибалом).

**1992.** Монокормные поликарпические травы // Бот. журн. Т. 77. № 10. С. 39—46.

**1993.** Биолого-морфологические признаки растений, определяющие время их зацветания // Бот. журн. Т. 78. № 7. С. 63—71. (Совместно с Г. С. Малышевой).

Некоторые биолого-морфологические особенности *Rheum tataricum* L. fil. в пустынных степях Центрального Казахстана // Раст. рес. Вып. 4. С. 63—70.

О жизненной форме *Ranunculus tenuilobus* (*Ranunculaceae*) // Бот. журн. Т. 78. № 3. С. 57—62.

Comparison of two zonal types of ecosystems / Steppes of the Former Soviet Union and Mongolia. Ch. 2 // Coupland R. T. (Ed.) Ecosystems of the World. Amsterdam. Vol. 813. P. 26—42. (With E. M. Lavrenko et al.).

**1994.** Внутривидовая изменчивость окраски диаспор у степных дерновинных злаков // Раст. рес. Вып. 1—2. С. 131—135.

Всхожесть и характер прорастания семян некоторых степных и луговых растений Монголии // Бот. журн. Т. 79. № 10. С. 69—75.

**1995.** Жизненные формы многолетних растений в ксерофильных редколесьях // Листопадные ксерофильные леса, редколесья и кустарники. СПб. С. 64—81. (Совместно с Т. А. Поповой).

Степень сформированности побегов будущего года в зимующих почках возобновления // Там же. С. 81—93.

Некоторые биоморфологические особенности *Ephedra distachya* L. в Центрально-Казахстанском мелкосопочнике // Раст. рес. Вып. 3. С. 73—89.

**1996.** Всхожесть семян и разновозрастных особей пастбищных степных растений // Раст. рес. Вып. 3. С. 60—64.

Типы прорастания семян степных и пустынных растений // Бот. журн. Т. 81. № 12. С. 9—22.

**1998.** Значение изучения жизненных форм растений для геоботанических исследований // Проблемы ботанической географии. (К 80-летию кафедры биогеографии С.-Петербургского гос. ун-та). СПб. С. 114—120.

О долговечности семян некоторых степных и пустынных растений Казахстана и Монголии // Бот. журн. Т. 83. № 6. С. 55—66.

**2000.** О гетерокарпии и гетероспермии *Caragana microphylla* (*Fabaceae*) // Бот. журн. Т. 85. № 2. С. 83—89.

Растения — вегетативные малолетники // Матер. Международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения акад. Е. М. Лавренко «Современные проблемы ботанической географии, картографии, геоботаники, экологии». СПб. С. 207—209.

УДК 92 (47 + 57) : 58 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 7

© В. Н. Павлов, И. А. Губанов, Ю. Е. Алексеев,
Н. Г. Уланова, С. А. Баландин

# ПАМЯТИ ТИХОНА АЛЕКСАНДРОВИЧА РАБОТНОВА (6 VIII 1904—16 IX 2000)

V. N. PAVLOV, I. A. GUBANOV, Yu. E. ALEXEEV, N. G. ULANOVA, S. A. BALANDIN.
IN MEMORIAM: TYKHON ALEKSANDROVICH RABOTNOV (6 VIII 1904—16 IX 2000)

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119899 Москва, Воробьевы горы

Поступила 21.02.2001

16 сентября 2000 г. на 97-м году жизни скончался один из патриархов отечественной ботаники, ученый с мировым именем, крупнейший специалист в области луговедения, луговодства, фитоценологии, биогеоценологии профессор Тихон Александрович Работнов. Он был заслуженным деятелем науки России, заслуженным профессором Московского университета и заслуженным Соросовским профессором.

В 1924 г., после окончания агрономического факультета Ярославского ун-та, Т. А. приступил к работе в Государственном луговом ин-те (ныне Институт кормов им. В. Р. Вильямса), где трудился более 40 лет. Вместе с ним работали такие крупные ботаники, как С. П. Смелов, Д. А. Герасимов, В. С. Доктуровский, Л. Г. Раменский, И. В. Ларин. В течение многих лет он исследовал не только луга, но и леса, болота, горные тундры различных регионов страны: Якутии, Кавказа, центра европейской России. Огромный вклад Т. А. внес в разработку практического луговодства, в создание трехтомной сводки «Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР» (под ред. И. В. Ларина) (отмечена Государственной премией СССР). Им опубликовано большое количество работ по различным вопросам луговедения и луговодства, проблемам рационального использования кормовых угодий; выявлены особенности структуры луговых сообществ, разработана система фитоценозов, особенно флуктуационная изменчивость, влияние удобрений на естественные луга, экология луговых трав и т. п. Ряд проблем нашел отражение в крупных итоговых монографиях (Влияние минеральных удобрений на луговые растения и луговые фитоценозы, 1973; Экология луговых трав, 1985, и др.).

В конце 40-х годов Т. А. выполнил уникальные исследования по популяционному анализу компонентов субальпийских лугов Кавказа. Опубликованная в 1950 г. монография стала основополагающей работой в области популяционной биологии растений. Выход данной книги явился началом создания в Москве крупной научной школы по исследованию ценопопуляций растений. В Англии, например, только в 70-х годах эти идеи стал развивать Дж. Харпер. В основу исследований Т. А. был положен новый онтогенетический подход, т. е. изучение возрастного состава популяций растений в конкретных фитоценозах. Им было введено понятие возрастного состояния растений, предложена типология ценопопуляций по возрастному составу, принятая во всем мире. Новые методы исследований требовали глубокого понимания биологии вида, его морфологии и онтогенеза, с одной стороны, и структуры сообщества, в котором этот вид обитает, — с другой. Популяционные подходы Т. А. Работнова широко используются ныне в России, на Украине, в Крыму, Литве и Польше. В настоящее время популяционная биология, или демография растений, является утвердившимся самостоятельным разделом ботаники со своими подходами, научным языком, многочисленными исследованиями и публикациями. Велика роль Т. А. в развитии ряда теоретических проблем фитоценологии. Главными направлениями его интересов можно назвать взаимоотношения между растениями и гетеротрофными компонентами экосистем, взаимоотношения между различными растениями в фитоценозах, экологические шкалы, микотрофность и азотфиксация растений, азот как экологический фактор, экспериментальная фитоценология.

Т. А. выступал активным пропагандистом отечественной науки. Так, благодаря его публикациям за рубежом стали широко известны работы Л. Г. Раменского. Его обзор отечественных работ по ценопопуляциям растений в журнале «Excerpta botanica» (1980) и публикация «Handbook of vegetation science» (часть 3, 1985), посвященные Т. А. Работнову, позволили более детально узнать о русских подходах к изучению популяций растений.

Не менее важной была работа Т. А. по ознакомлению отечественных ученых с крупнейшими публикациями зарубежных исследователей. Он постоянно рецензировал иностранные издания, по его предложению и под его редакцией на русском языке вышли монографии Д. Брауна «Методы исследования и учета растительности» (1957), П. Грейг-Смита «Количественная экология растений» (1967), Г. Вальтера «Растительность земного шара» (1968, 1972, 1975), В. Лархера «Экология растений» (1978), Р. Уиттекера «Сообщества и экосистемы» (1980).

С 1948 г. Т. А. читал лекционный курс «Луговедение с основами луговодства» на кафедре геоботаники Московского ун-та, а с 1968 г. был избран заведующим этой кафедрой. Ко времени перехода в университет он уже был ученым с мировой известностью, членом Постоянного комитета по созыву Международных конгрессов по луговодству (с 1960 г.), членом Постоянного комитета Европейской федерации луговодов (с 1967 г.). Т. А. много сил и внимания уделял совершенствованию учебного процесса, углублению фундаментальной подготовки специалистов-геоботаников, выпускаемых кафедрой. По его инициативе вопросы подготовки геоботаников обсуждались на Межвузовской конференции, организованной кафедрой в 1971 г. Он разработал и много лет читал оригинальные курсы фитоценологии и луговедения. Огромный успех имели его учебники для университетов «Фитоценология», выдержавший 3 издания (1978, 1983, 1992 гг.), и «Луговедение» (1974, 1984 гг.), учебные пособия «Экспериментальная фитоценология» (1986, 1998 гг.) и «История фитоценологии» (1995 г.). Учебник «Фитоценология» был переведен на немецкий язык в 1995 г. (Rabotnov T. A. Phytozönologie: Structure und Dynamik natürlicher Okosysteme. Stuttgart: Ulmer, 1995), а еще раньше — на польский (1985).

Т. А. был инициатором и организатором издания многотомной сводки «Биологическая флора Московской области». С 1974 г. опубликовано 14 выпусков сводки, 8 выпусков вышли под его непосредственной редакцией. Большинство авторов этого издания считают себя учениками Работнова, с гордостью сознавая свою принадлежность к его научной школе популяционной биологии растений.

В течение 14 лет Т. А. был заведующим кафедрой геоботаники МГУ, а с 1981 г. продолжал работать на ней в должности профессора-консультанта. За свою долгую плодотворную жизнь он опубликовал более 500 работ по различным проблемам и направлениям ботаники, биогеоценологии, луговодства и луговедения, истории науки. Энциклопедические знания, феноменальная память, организованность и трудолюбие, доброжелательность и стремление помочь другим в науке привлекали к нему многочисленных коллег из разных частей нашей страны и зарубежных стран. Он был знаком и вел активную переписку со многими крупнейшими ботаниками мира, такими как Г. Гамс, Р. Тюксен, Г. Элленберг, Р. Кнапп, Г. Вальтер, Ж. Браун-Бланке, П. Грейг-Смит, Д. Харпер и Р. Макинтош, Р. Уиттекер и мн. др. За рубежом он был одним из самых «цитируемых» геоботаников России. Т. А. был избран почетным членом Русского ботанического общества, Московского общества испытателей природы, Британского экологического и Чехословацкого ботанического обществ, вице-президентом Международного общества биологов — исследователей популяций растений.

Стремление передать свои знания молодежи, постоянная работа в библиотеках, активная многолетняя научно-организационная деятельность в Русском ботаническом обществе и Московском обществе испытателей природы (где он был длительное время вице-президентом и главным редактором Бюллетеня МОИП) способствовали его поразительному научному и педагогическому долголетию. Еще совсем недавно он публиковал по 10 и более статей в год, а в осенний семестр 1998 г. последний раз прочитал свой оригинальный лекционный курс «История геоботаники».

Т. А. Работнов был человеком неравнодушным, он всегда живо интересовался не только научными успехами, но и жизнью своих коллег и сотрудников. Это был человек большого личного мужества, стойко перенесший на склоне лет ряд выпавших на его долю тяжелейших ударов судьбы.

Ученики Т. А. уже давно преподают во многих вузах России и странах бывшего СССР, готовя новые поколения геоботаников. Многие продолжают развивать его идеи в институтах РАН и РАСХН и других научных организациях и заповедниках. Целая плеяда его учеников трудится в его родном Институте кормов. Тихон Александрович остался в нашей памяти Ученым с большой буквы, которого всегда отличала преданность науке, честность, скромность, демократизм и молодость души до конца жизни. Это был «классический» Профессор Университета с интеллигентностью интеллектуала и учителя-наставника. Память о Тихоне Александровиче надолго сохранится в умах и сердцах друзей, коллег и учеников.

## СПИСОК РАБОТ Т. А. РАБОТНОВА, ОПУБЛИКОВАННЫХ С 1985 ПО 2001 Г.[1]

**1985.** О некоторых терминах, используемых в микологии // Микология и фитопатология. Т. 19. Вып. 6. С. 519—520.

О структурных элементах фитоценозов и фитоценотических популяциях // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 90. Вып. 1. С. 103—107.

О типах стратегии растений // Экология. № 3. С. 3—12.

Природные факторы, определяющие обеспечение растений азотом // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 90. Вып. 5. С. 3—15.

Экология луговых трав. М.: Изд-во Моск. ун-та. 176 с.

Dynamics of plant coenotic populations // Handbook of vegetation science. Part 3: The population structure of vegetation / Ed. J. White. Dordrecht: W. Junk Publishers. P. 121—142.

Fitocenologia: Ekologia zbiorowisk roslinnych. Warszawa: Panstwowe wydawnictwo naukowe. 574 s.

[Рец.] Коллективная диссертация о семенном размножении монокарпических луговых растений (B. Schenneveld and D. Verkaar. On the ecology of short-lived forbs in chalk grassland. Utrecht, 1983) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 90. Вып. 3. С. 106—107.

[Рец.] Существенный вклад в использование подходов Браун-Бланке для классификации луговой растительности СССР (Луга Нечерноземья / Под ред. А. Г. Воронова. М., 1984) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 90. Вып. 5. С. 136—139.

**1986.** Жизнеспособные семена в почвах природных биогеоценозов // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 91. Вып. 3. С. 3—18.

Памяти Николая Владиславовича Дылиса // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 91. Вып. 4. С. 85—87.

[Рец.] Яркая страница из истории изучения растительного покрова нашей страны (В. И. Данилов. Ученый В. Н. Хитрово. Тула, 1985) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 91. Вып. 4. С. 110—113. (Совместно с В. Н. Тихомировым).

[Рец.] Physiological ecology of North American plant communities / Ed. by B. F. Chabot and H. A. Mooney. N. Y.; Ld., 1985 // Бот. журн. Т. 71. № 7. С. 969—971.

---

[1] Библиографию ранее опубликованных трудов Т. А. Работнова см.: Бот. журн. 1975. Т. 60. № 9. С. 1373—1384 (с 1929 по 1974 г.); Бюл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89. Вып. 6. С. 130—135 (с 1975 по 1984 г.).

**1987.** К истории биогеоценологии // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 92. Вып. 5. С. 3—9.

Экспериментальная фитоценология: Учебно-методическое пособие. М.: Изд-во Моск. ун-та. 160 с.

[Рец.] K. A. Kershaw. Physiological ecology of lichens. Cambridge, 1985 // Экология. № 4. С. 89—91.

**1988.** О некоторых положениях учения о биосфере В. И. Вернадского // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 93. Вып. 1. С. 3—11.

Романтики в геоботанике // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 93. Вып. 4. С. 13—21.

[Рец.] Новая книга об аллелопатии (Экспериментальная аллелопатия / Ред. А. М. Гродзинский. Киев, 1987) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 93. Вып. 5. С. 126—128.

[Рец.] Okosystemforschung. Ergebnisse des Solling Projekts / Ed. H. Ellenberg, R. Mayer, J. Schauerman. Stuttgart, 1986 // Бот. журн. Т. 73. № 6. С. 924—926.

**1989.** Вклад И. В. Ларина в преподавание луговодства // Проблемы интенсификации лугопастбищного хозяйства. М. С. 23—25.

К истории Британского экологического общества и изучения растительности Британских островов // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 94. Вып. 3. С. 118—127.

К 60-летию Вадима Николаевича Павлова // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 94. Вып. 6. С. 114—116. (Совместно с И. А. Губановым, В. Н. Тихомировым).

О некоторых терминах, используемых при изучении фитоценотических популяций // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 94. Вып. 5. С. 91—94.

[Рец.] О публикациях Геоботанического института им. Рюбеля в Цюрихе // Бот. журн. Т. 74. № 10. С. 1524—1534.

**1990.** Луговодство и пастбищное хозяйство: Учебник для с.-х. вузов. 2-е изд., перераб. и доп. / Отв. ред. А. Ф. Иванов. Л.: Агропромиздат. 600 с. (Совместно с И. В. Лариным, А. Ф. Ивановым, П. П. Бегучевым, И. П. Леонтьевым, В. Н. Чурзиным и И. П. Лепковичем).

Некоторые вопросы изучения жизнеспособных диаспор растений в почвах природных биогеоценозов // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 95. Вып. 3. С. 53—62.

Новые данные о длительности жизни многолетних травянистых растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 95. Вып. 4. 122 с.

[Рец.] О микосимбиотрофии растений британской флоры (J. L. and E. L. Hartley. A checklist of mycorrhiza in the British flora. 1987) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 95. Вып. 3. С. 127—128.

[Рец.] J. P. Grime, J. D. Hodgson, R. Hunt. Comparative plant ecology. A functional approach to common British species. Ld., 1988 // Бот. журн. Т. 75. № 1. С. 124—126.

**1991.** К столетию разработки проблем фитоценологии в России—СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 96. Вып. 6. С. 3—18.

Некоторые данные к созданию биологических основ луговодства // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 96. Вып. 3. С. 54—65.

Памяти Алексея Павловича Тыртикова (1922—1989) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 96. Вып. 3. С. 138—144. (Совместно с Л. И. Абрамовой и И. А. Губановым).

Памяти Генриха Вальтера (21 X 1898—15 X 1989) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 96. Вып. 5. С. 110—112.

[Рец.] Ученики об учителях: Воспоминания об ученых Московского университета. М., 1990 // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 96. Вып. 5. 112 с.

**1992.** Иван Алексеевич Губанов (к 60-летию со дня рождения) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 97. Вып. 6. С. 136—139. (Совместно с В. С. Новиковым, В. Н. Тихомировым).

К 60-летию Вадима Николаевича Тихомирова // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 97. Вып. 1. С. 109—116. (Совместно с И. А. Губановым, В. С. Новиковым).

К экспериментальному изучению фитоценотипического состава фитоценозов // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 97. Вып. 6. С. 69—77.

О взаимоотношениях между растениями в фитоценозах // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 97. Вып. 2. С. 104—110.

Основные вопросы изучения мерофитоценопопуляций // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 97. Вып. 3. С. 109—110.

Фитоценология: Учеб. пособие для студентов-биологов. 3-е изд., перераб. и доп. М.: Изд-во Моск. ун-та. 351 с.

Является ли объем физической среды ресурсом для растений? // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 97. Вып. 5. С. 81—82.

**1993.** Г. А. Глисон и Л. Г. Раменский // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 98. Вып. 4. С. 134—140.

Грибы как средообразователи для растений в лесных ценозах // Микология и фитопатология. Т. 27. Вып. 6. С. 32—33.

О виолентах, патиентах и эксплерентах // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 98. Вып. 5. С. 119—124.

О системах фитоценотипов в понимании В. Н. Сукачева и Л. Г. Раменского // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 98. Вып. 6. С. 80—88.

Опыт использования экологических шкал для изучения патиентности растений // Экология. № 1. С. 11—18.

[Рец.] H. Ellenberg, H. E. Weber, R. Düll, V. Wirth, W. Werner, D. Paulissen. Zeigewerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Göttingen, 1991 // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 98. Вып. 2. С. 129—130.

**1994.** Еловый лес как трехстадийная сукцессионная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 99. Вып. 2. С. 53—60.

Еще раз об экологических шкалах Г. Элленберга // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 99. Вып. 6. С. 129—130.

К биологии *Ranunculus acris* L. // Раст. рес. Т. 30. Вып. 3. С. 42—43.

Краткий очерк научной, научно-организационной, педагогической и общественной деятельности В. Н. Тихомирова // Вадим Николаевич Тихомиров / Сост. И. А. Губанов и Р. И. Кузьменко. М.: Наука. (Материалы к биобиблиографии ученых. Сер. биол. наук; Ботаника). Вып. 13. С. 7—20. (Совместно с В. С. Новиковым и И. А. Губановым).

Об анемохории и гидрохории растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 99. Вып. 3. С. 107—110.

Об основных типах микоризы // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 99. Вып. 4. С. 70—74.

Об эволюции растительных сообществ // Журн. общ. биол. Т. 55. № 3. С. 261—270.

О консортивных связях растений с их консортами // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 99. Вып. 1. С. 64—66.

Развитие некоторых теоретических положений Л. Г. Раменского и В. Н. Сукачева в области фитоценологии // Экология. № 4. С. 3—8.

Сергей Петрович Смелов как луговед: К 100-летию со дня рождения (1894—1973) // Бот. журн. Т. 79. № 2. С. 140—143.

Экспериментальное изучение некоторых вопросов семенного размножения растений // Бот. журн. Т. 79. № 5. С. 135—137.

**1995.** История фитоценологии. М.: Аргус. 157 с.

Некоторые вопросы изучения диаспор растений в почвах природных фитоценозов // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 100. Вып. 5. С. 69—76.

Об экологической нише растений // Экология. № 3. С. 246—247.

О типах растительных сукцессий // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 100. Вып. 1. С. 85—86.

О ценотических популяциях видов растений, входящих в состав фитоценозов, сменяющих друг друга при сукцессиях // Бот. журн. Т. 80. № 7. С. 67—72.

Phytozönologie: Strukture und Dynamik natürlicher Ökosysteme / Überarb. des dt. Textes W. Larcher, E. Hübl, T. Fuchs. — Stuttgart: Verlag E. Ulmer. 243 S.

[Рец.] Experimental investigation of alpine plant communities in the Northwestern Caucasus / Ed. by V. G. Onipchenko, M. S. Blinnikov. Zürich, 1994. (Экспериментальное исследование альпийских растительных сообществ Северо-Западного Кавказа / Под ред. В. Г. Онипченко и М. С. Блинникова) // Бот. журн. Т. 80. № 4. С. 122—125.

[Рец.] R. Gilgen. Pflanzensoziologisch-ökologische Untersuchungen an Schlagfluren im Schweizerischen Mittelland über Würmmoranen. Zürich, 1994 // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 100. Вып. 4. 98 с.

[Рец.] K. Urbanska. Population Biologie der Pflanzen. Stuttgart, 1992 // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 100. Вып. 3. 102 с.

**1996.** Влияние одних растений на другие при совместном произрастании в фитоценозах // Журн. общ. биол. Т. 57. № 3. С. 376—380.

К истории фитоценологии // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 101. Вып. 3. С. 103—104.

Учение В. И. Вернадского и фитоценология // Журн. общ. биол. Т. 57. № 6. С. 696—698.

Экспериментальное изучение корневой конкуренции растений в природных фитоценозах // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 101. Вып. 4. С. 55—57.

**1997.** К созданию устойчивых самовозобновляющихся луговых сообществ на овечьих пастбищах // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 102. Вып. 4. С. 56—59.

[Рец.] Consortium Masingii. A Festschriift gor Victor Masing. Tartu, 1995 // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 102. Вып. 2. 73 с.

**1998.** О трофотипах сосудистых растений // Журн. общ. биол. Т. 59. № 5. С. 555—556.

Проявление «принципа бережливости К. Бэра» при изучении азота как экологического фактора // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 103. Вып. 4. С. 63—65.

Экспериментальная фитоценология: Учеб. пособие для студентов-биологов. М.: Изд-во Моск. ун-та. 239 с.

**2001.** К истории возникновения фитоценологии // Бот. журн. Т. 86. № 3. С. 133—134.

Памяти Гейнца Элленберга (01.08.1913—02.05.1997) // Бот. журн. Т. 86. № 4. С. 166—171.

# ХРОНИКА

УДК 061.2 (031) : 58.007 (47 + 57) I: 681.322

© О. Н. Красильникова

## БОТАНИЧЕСКАЯ ИНФОРМАЦИЯ В ИНТЕРНЕТ: ПУТЕВОДИТЕЛЬ ПО БОТАНИЧЕСКОМУ ПЕТЕРБУРГУ (www.botanyspb.newmail.ru)

O. N. KRASILNIKOVA. THE BOTANICAL INFORMATION IN INTERNET: THE GUIDE TO BOTANY IN ST. PETERSBURG (WWW.BOTANYSPB.NEWMAIL.RU)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 23.10.2000

Статья посвящена опыту создания в международной сети Интернет регионального информационного ресурса по ботанике, а также общим вопросам, связанным с организацией научной информации в Интернет.

Ключевые слова: Интернет, информационные ресурсы, научно-информационная деятельность, научные коммуникации, Виртуальная научная библиотека, Каталог баз данных по биоразнообразию.

Современная наука ориентирована не только на получение, обобщение, систематизацию знаний, но и на их распространение и активное использование, на обеспечение широкого доступа к результатам научной деятельности, в том числе средствами телекоммуникации. В связи с этим интегративные тенденции в науке во все возрастающей степени связаны с развитием современных информационных технологий и возникновением коммуникационной сети — Интернет (Тахтаджян, 1998).

Ботаническая информация, в силу своей специфики, представляет интерес как для специалистов, так и для представителей смежных отраслей знания, а также для всех, кто интересуется ботаникой.

В рамках проекта «Информация по биоразнообразию в бывшем Советском Союзе» (the UK Darwin Initiative project «Biodiversity Information in the former Soviet Union») Фонд «Дарвиновская инициатива за сохранение видов» (Великобритания) поддержал создание сайта «Путеводитель по Ботаническому Петербургу» («The Guide to Botany in St. Petersburg»). Этот информационный ресурс впервые в полном объеме представит в мировой глобальной сети научный потенциал С.-Петербурга в области ботаники.

Всего в С.-Петербурге на сегодняшний день насчитывается более 10 учреждений ботанического профиля. Ботанические организации в С.-Петербурге представлены ведущими в стране научно-исследовательскими учреждениями и высшими учебными заведениями (Ботанический ин-т им. В. Л. Комарова (БИН) РАН; Всероссийский ин-т растениеводства им. Н. И. Вавилова; С.-Петербургский государственный ун-т). Активную научно-организационную деятельность ведет Русское ботаническое общество.

«Путеводитель по Ботаническому Петербургу» включает в себя конгломерат сайтов, в числе которых находятся: официальные представительства в Интернет Русского ботанического общества и его печатного органа — «Ботанического журнала»; справочник «Ботанические учреждения Петербурга»; раздел «Ботанические коллекции» (опубликована информация об истории создания, развитии и современном состоянии коллекций Ботанического сада БИН РАН, об истории и исторических коллекциях Гербария БИН РАН), инициативные проекты «Виртуальная научная библиотека» и «Каталог баз данных России по биоразнообразию». В разделе КОНТАКТЫ планируется разместить «Адресную книгу членов Русского ботанического общества» с указанием адреса электронной почты.

В Путеводителе работает система навигации, организованная по принципу — «от общего к частному». Разделы Путеводителя представляют собой концептуальное, структурное и смысловое единство. Связующие звенья для всего сайта — это разделы: НОВОСТИ, СОБЫТИЯ и ВОПРОСЫ. Раздел НОВОСТИ информирует обо всех значимых изменениях, происходящих на сайте. Раздел СОБЫТИЯ призван отражать информацию о научных и научно-организационных событиях как в С.-Петербурге, так и за его пределами (совещаниях, конференциях, симпозиумах, юбилеях и юбилейных чтениях, знаменательных датах). Раздел ВОПРОСЫ содержит ответы на наиболее часто задаваемые вопросы посетителей сайта.

Справочник **«Ботанические учреждения Петербурга»** содержит краткие «визитные карточки» ботанических учреждений со ссылками на адреса официальных сайтов. Для ускорения и оптимизации сбора и представления информации о ботанических учреждениях на сайте предлагается Форма заявки на размещение информации. Услуга по размещению информации в Справочнике оказывается учреждениям бесплатно.

Сайт **Русского ботанического общества (РБО)** (**www.botanyspb.newmail.ru/rbo**) содержит информацию об истории создания и развития общества, о его современном состоянии и структуре (о руководстве общества, о секциях и комиссиях, об отделениях общества в городах России), Устав РБО, План заседаний, Новости. Представлена необходимая контактная информация.

Сайт **«Ботанического журнала»** (**www.botanyspb.newmail.ru/journal**), печатного органа Русского ботанического общества, включает в себя разделы: «Общая информация» (почтовый адрес, контакты, списки членов редколлегии и редсовета журнала), «Правила для авторов» (опубликованы в полном объеме), «Анонс статей» (аннотированная сигнальная информация о содержании очередных номеров журнала, готовящихся к выходу в свет) и «Указатель статей» (постоянно формируемый раздел, содержит информацию о содержании номеров журнала, вышедших в свет), «Новости журнала» (сведения об условиях подписки и другое).

Проект **«Виртуальная научная библиотека»** (Virtual Scientific Library) представляет собой библиотеку документов, основная задача которых — более полно раскрыть содержание основных разделов сайта. Здесь планируется помещать авторские статьи, представляющие интерес для широких кругов специалистов-ботаников, представителей смежных отраслей знания, любителей природы. Например, статьи, посвященные современному состоянию и вопросам интродукции растений в Ботаническом саду РАН (автор — Ю. С. Смирнов) или номенклатуре водных (в том числе аквариумных) растений (автор — С. И. Чубаров) и др. К каждой из статей, опубликованных в Библиотеке, запланирована гиперссылка из соответствующего раздела Путеводителя.

Проект **«Каталог баз данных по биоразнообразию»** (Biodiversity Databases Catalogue) впервые был анонсирован на Международном симпозиуме «Информационно-поисковые системы в зоологии и ботанике» (май 1999, С.-Петербург). Каталог создан на основе базы метаданных, содержащей сведения, отобранные в ходе электронного анкетирования держателей баз данных. Особое место в Каталоге занимает Государственный Рубрикатор научно-технической информации (ГРНТИ). Он встроен в систему и предлагается в качестве инструмента тематического поиска в соответствии с информационными потребностями пользователя. Сегодня на сайте размещен обновленный вариант «Анкеты для держателей информации по биоразнообразию».

## Благодарности

Официальный сайт Русского ботанического общества создан при поддержке гранта С.-Петербургского научного центра РАН в 2000 г. (раздел Научной программмы 3.0 «Информационная деятельность», руководитель гранта чл.-корр. РАН Р. В. Камелин).

Мы выражаем благодарность Фонду «Дарвиновская инициатива за сохранение видов» (Великобритания) за поддержку, оказанную в создании страниц о научных ботанических ресурсах С.-Петербурга в Интернет.

Выражаем признательность за помощь в создании «Путеводителя по Ботаническому Петербургу» президенту РБО Р. В. Камелину, ученому секретарю РБО Ю. В. Котлову, секретарю РБО Л. К. Добрынской, редактору английской версии сайта Т. В. Андриановой, веб-дизайнеру Н. А. Сердюк.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Тахтаджян А. Л.* Principia tectologica. Принципы организации и трансформации сложных систем: эволюционный подход. СПб., 1998. 117 с.

# УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
# INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2001. Т. 86. № 7)

Стр.

## СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

**Rubus pungens** Camb. **var. austromaritimus** Czubarj **var. nov.** . . . . . . . . . . . . . . . . . . 130

# CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2001. VOL. 86. N 7) Page

**Shamrov I. I., Anisimova G. M., Batygina T. B., Lakshmi Sita G.** The types and morphological evolution of the ovule in the order *Santalales* . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1
**Pristyazhnyuk S. A.** Comparative analysis of terricolous lichen synusia in subarctic tundras of Yamal peninsula . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 15
**Egorova V. N., Mamaeva Kh. P., Firsov S. N.** Grass generative sphere consortium structure and their coenopopulations revival in Oka river flood-land coenoses . . . . . . . . . . . . 26
**Sheremetev S. N., Filatova N. I., Chebotareva K. E., Neskrjabina E. S.** Structural and functional organization of the species of herb-Carex melanostachya community of Khoper river flood-lands (Voronezh region) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 39

COMMUNICATIONS . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 53

**Yelizarova V. A.** Zooplankton as a factor of phytoplankton growth rate in a mesotrophic reservoir . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 53
**Lyashenko O. A.** Vegetation of *Planktothrix agardhii* (*Cyanophyta*) in waterbodies of upper Volga basin . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 61
**Nilova M. V.** The history of taxonomic studies of the family *Caprifoliaceae* . . . . . . . . . . 65
**Mochalova O. A.** The genus *Potamogeton* (*Potamogetonaceae*) of the Magadan region . . . 74
**Vickulin S. V., Meñez E. G., Yakovleva O. V.** Leaf micromorphology of *Halophila* (*Hydrocharitaceae*) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 80
**Vasilevich V. I., Bibikova T. V.** Nemoral forests in North-West of European Russia. 1. Oak forests . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 88
**Komarova T. A., Prokhorenko N. B.** Local ecological scales and their uses for forest vegetation classification in the Muravijev-Amursky Peninsula (Primorye) . . . . . . . . . 101
**Karakulov A. W., Lamanova T. G.** Structural-dynamic organization of natural regenerating phytocoenoses on the planned strip-mined lands consisting of permian sediments of the Kuznetsk basin (the South of Western Siberia) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 114

FLORISTIC FINDINGS . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 121

**Pokhilko A. A., Vassilevskaja N. V., Menshakova M. Yu., Ryzhik I. V.** The supplement to the flora of Lovozerskie mountains (Murmansk region) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 121
**Papchenkov V. G., Kozlovskaja O. I.** The floristic records in Vologda region . . . . . . . . . 122
**Glazunov V. A., Valeeva E. I.** New location of *Dryopteris filix-mas* (*Dryopteridaceae*) in the Tyumen region . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 125
**Krassovskaja L. S., Kagalo A. A., Gubareva I. Yu.** *Rubus bertramii* (*Rosaceae*) — a new species for Ucrainian flora . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 126
**Tchubar E. A.** *Rubus pungens* (*Rosaceae*) — a new species for Russian flora from the Far East . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 128

JUBILEES AND DATA . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 136

**Muravnik L. E.** Andrey Evgenyevich Vassilyev: On the occasion of his 70th anniversary . 136

IN MEMORIAM . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 145

**Kamelin R. V., Bobrovskaya N. I., Kazantseva T. I., Malysheva G. S.** In memoriam: I. V. Borisova (1924—2000) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 145
**Pavlov V. N., Gubanov I. A., Alexeev Yu. E., Ulanova N. G., Balandin S. A.** In memoriam: Tykhon Aleksandrovich Rabotnov (6 VIII 1904—16 IX 2000) . . . . . . . . . . . . . . . . 152

CHRONICLE . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 158

**Krasilnikova O. N.** The botanical information in Internet: the guide to Botany in St. Petersburg (www.botanyspb.newmail.ru) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 158
**Index of new plant names** . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 160

# СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2001. Т. 86. № 7) Стр.

**Шамров И. И., Анисимова Г. М., Батыгина Т. Б., Лакшми Сита Г.** Типы и морфологическая эволюция семязачатка в порядке *Santalales* . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1
**Пристяжнюк С. А.** Сравнительный анализ напочвенных лишайниковых синузий в субарктических тундрах полуострова Ямал . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 15
**Егорова В. Н., Мамаева Х. П., Фирсов С. Н.** Структура консорций генеративной сферы злаков и возобновление их ценопопуляций в пойменных ценозах реки Оки . . . . . 26
**Шереметьев С. Н., Филатова Н. И., Чеботарева К. Е., Нескрябина Е. С.** Структурно-функциональная организация видов разнотравно-осокового сообщества поймы реки Хопёр (Воронежская область) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 39

СООБЩЕНИЯ . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 53

**Елизарова В. А.** Зоопланктон как фактор скорости роста фитопланктона в мезотрофном водоеме . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 53
**Ляшенко О. А.** Развитие *Planktothrix agardhii* (*Cyanophyta*) в водоемах бассейна верхней Волги . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 61
**Нилова М. В.** История таксономического изучения семейства *Caprifoliaceae* . . . . . . . . 65
**Мочалова О. А.** Род *Potamogeton* (*Potamogetonaceae*) в Магаданской области . . . . . . . 74
**Викулин С. В., Меньез Е. Г., Яковлева О. В.** Микроморфология листа *Halophila* (*Hydrocharitaceae*) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 80
**Василевич В. И., Бибикова Т. В.** Широколиственные леса северо-запада Европейской России. 1. Типы дубовых лесов . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 88
**Комарова Т. А., Прохоренко Н. Б.** Региональные экологические шкалы и использование их при классификации лесов полуострова Муравьев-Амурский (Приморье) . . . . . 101
**Каракулов А. В., Ламанова Т. Г.** Структура и динамика естественных регенерационных фитоценозов на спланированных отвалах Кузнецкой котловины (юг Западной Сибири) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 114

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 121

**Похилько А. А., Василевская Н. В., Меньшакова М. Ю., Рыжик И. В.** Дополнение к флоре Ловозерских гор (Мурманская область) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 121
**Папченков В. Г., Козловская О. И.** Флористические находки в Вологодской области . 122
**Глазунов В. А., Валеева Э. И.** Новые местонахождения *Dryopteris filix-mas* (*Dryopteridaceae*) в Тюменской области . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 125
**Красовская Л. С., Кагало А. А., Губарева И. Ю.** *Rubus bertramii* (*Rosaceae*) — новый вид для флоры Украины . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 126
**Чубарь Е. А.** *Rubus pungens* (*Rosaceae*) — новый вид для флоры России с Дальнего Востока . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 128

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 136

**Муравник Л. Е.** Андрей Евгеньевич Васильев (к 70-летию со дня рождения) . . . . . . 136

ПОТЕРИ НАУКИ . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 145

**Камелин Р. В., Бобровская Н. И., Казанцева Т. И., Малышева Г. С.** Памяти И. В. Борисовой (1924—2000) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 145
**Павлов В. Н., Губанов И. А., Алексеев Ю. Е., Уланова Н. Г., Баландин С. А.** Памяти Тихона Александровича Работнова (6 VIII 1904—16 IX 2000) . . . . . . . . . . . . 152

ХРОНИКА . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 158

**Красильникова О. Н.** Ботаническая информация в Интернет: Путеводитель по Ботаническому Петербургу (www.botanyspb.newmail.ru) . . . . . . . . . . . . . . . . . . 158
**Указатель новых названий растений** . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 160